**FYSIOLOGIE HOOFDSTUK 6: Assimilatie van stikstof**

1. Inleiding: stikstof

* Stikstof
  + = 4de belangrijkste element in planten
    - Belangrijk onderdeel van proteïnen, nucleïnezuren, hormonen, chlorofyl,…
  + Planten nemen enkel N op uit bodem als NO3- en NH4+ (niet als N2)
    - Hoeveelheid N in bodem is beperkt
      * Planten moeten competitie aangaan met micro-organismen
      * Gevolg: dikwijls stikstoftekort
  + Atmosfeer: 78 volume% uit moleculaire stikstof N2
    - = geur & kleurloos gas
    - Overmaat N2 in atmosfeer MAAR hogere planten niet in staat N2 om te zetten tot bruikbare vorm
      * 2 N atomen in N2 verbonden met zeer stabiele 3dubbele binding
      * Planten ≠ enzymen die verbinding ku verbreken
        + Enkele prokaryoten wel
    - Conclusie: planten probleem tov opname en assimilatie van N
      * Planten zijn afhankelijk van prokaryote micro-organismen voor omzetting van atmosferische N2 in bruikbare vorm
* 3 topics cursus:
  + 1) stikstofcyclus: de stroom van N tussen de 3 belangrijke N bronnen
  + 2) Biologie en biochemie vd biologische N fixerende systemen
  + 3) Assimilatiewegen van nitraat en ammonium door planten

2. Stikstofcyclus

* Stikstofcyclus
  + = complex patroon van N uitwisseling tussen de 3 bronnen
  + Algemene N toevoer verdeeld over 3 bronnen:
    - Atmosfeer
    - Bodem en geassocieerd grondwater
    - Biomassa (totaal aantal levende wezens)
  + Voor plant: stikstofbron in bodem centraal
  + Cyclus:
    - 1) Stikstof uit bodem in vorm van nitraat NO3- opgenomen door planten & micro-organismen
    - 2) Assimilatie nitraat: nitraat omgezet tot organische stikstof in vorm van AZ, andere N bevattende bouwstenen van eiwitten en andere macromoleculen
    - 3) N verder in voedselketen verplaatsen door eten van planten door dieren
    - 4) N terug afgegeven aan bodem via faeces en afbraak vd karkassen
* **Ammonificatie, nitrificatie & denitrificatie** 
  + Ammonificatie
    - = proces waarbij de organische N door grote groep van micro-organismen w omgezet tot ammoniak NH3 tijdens het afbraakproces
      * Gedeelte NH3 verdampt => in atmosfeer terecht (\*)
      * Gedeelte NH3 gerecycleerd tot nitraat door bodembacteriën (\*)
  + Nitrificatie (\*)
    - = oxidatie
    - = omzetting van NH3 tot NO2- en NO3-
    - = NH3 -> NO2- -> NO3- dmv nitrificerende bacteriën
    - **Nitrificerende bacteriën** 
      * = 2 groepen Nitrococcus & Nitrosomonas
      * = **chemoautotroof**
        + Dwz de energie die w gebruikt voor anorganische stoffen vb NH3 en NO2- te oxideren w gebruikt om CO2 om te zetten tot organische C
      * Functie: Zorgen voor de nitrificatie
    - Proces
      * Stap 1: oxidatie van NH3 tot nitriet NO2-
        + Door bacteria behorende tot genus Nitrosomonas
      * Stap 2: Nitriet NO2- verder geoxideerd tot nitraat NO3-
        + Door bacteria behorende tot genus Nitrococcus
  + Denitrificatie
    - = omzetting geoxideerde vormen
    - = omzetting van NO3- tot N2 (niet meer beschikbaar)
    - = NO3- -> N2 dmv denitrificerende bacteriën
    - Bij opname nitraat NO3- uit bodem
      * plant concurreren met denitrificerende bacteriën
    - **Denitrificerende bacteriën** 
      * Reduceren nitraat tot N2 via denitrificatie proces
      * N2 gaat terug in de atmosfeer
* **N2 fixatie** (\*)
  + = proces waarbij N2 gereduceerd wordt tot ammonium
    - Verlies van N naar atmosfeer via nitrificatie is klein in vgl tot de hoeveelheid atmosferische N2 gefixeerd w in organische N
  + = N terug beschikbaar maken (via micro-organismen)
  + = energievereisend
  + 10% gebeurt via NOx
    - Blikseminslag, UV straling, verbranding, bosbranden, krachtcentrales etc. leveren genoeg energie om N2 -> stikstofoxiden: NO, N2O
    - NO & N2O snel geoxideerd naar HNO3
    - HNO3 kan terug op bodem terecht komen via neerslag
  + 30% gebeurt via industriële stikstoffixatie
    - Industrieel proces verbindt N2 met H bij extreem hoge T en P
    - Nadeel: duur en verbruikt veel fossiele brandstof
  + 60% gebeurt door biologische stikstoffixatie **(zie verder)**
* **Stikstofassimilatie** (hoort nog bij N2 fixatie?)
  + Verschillende mogelijkheden
    - Planten die N2 fixatie doen
      * 1ste stabiele product na stikstoffixatie is ammoniak NH3
      * Bij de pH in de cel w NH3 geprotoneerd tot ammonium NH4+
      * => opname N als NH4+ door planten
      * => assimilatie van ammonium
    - Planten die geen N2 fixatie doen
      * => opname N als NH4+ of NO3- uit bodem door planten
      * => assimilatie nitraat (en soms assimilatie ammonium)
      * Welke van de 2 hangt af vd beschikbaarheid
        + Meestal NH4+ snel omgezet tot nitraat dmv nitrificerende bacteriën (zie hiervoor)
        + MAAR nitrificerende bacteriën groeien niet goed onder anaerobe omstandigheden => slecht gedraineerde bodems zullen ammonium accumuleren
  + Assimilatie van ammonium
    - = ammonium dat geproduceerd w door stikstoffixatie moet omgezet w tot organische C voordat de molecule uit de nodule geëxporteerd kan w en beschikbaar w voor de plant
    - = **ook** ammonium dat opgenomen w uit bodem omzetten
    - NH4+ is onmiddellijk beschikbaar voor plant (als product stikstoffixatie of opname uit bodem) => MAAR vrij toxisch voor plant:
      * In stikstoffixerende systemen inhibeert het de werking vh nitrogenase
      * NH4+ interfereert met de ATP productie en interfereert hierdoor energiemetabolisme in de cel
    - Oplossing : Concentraties NH4+ zo laag mogelijk houden door NH4+ om te zetten naar AZ (=assimilatie)
    - Proces/pathway
      * **Glutamaat synthase cyclus** 
        + = resultaat van werking van 2 enzymen: Glutamine synthase (GS) & glutamaat synthase (GOGAT)
        + GS en GOGAt = noduline proteïnen die in grote mate tot expressie komen in cytoplasma van geïnfecteerde cellen bij gastheer, aan buitenizijde vh peribacteröide membraan
        + => NH4+ moet diffunderen door perib. Membraan voordat het geassimileerd kan w
      * 1) **Glutamine synthetase (GS)**
        + **Glu + NH4+ + ATP -> Gln + ADP + Pi**
        + Binding NH4+ groep aan het glutamaat => amide gevormd, het glutamine
        + ATP vereist als EN

=> ATP verbruikt dus naam ‘synthetase’

* + - * 2) **Glutamaat synthase (GOGAT)**
        + = acronym van glutamine-2-oxoglutaraat-amino-transferase
        + **Gln + 2-oxoglutaraat + NADH -> 2 Glu + NAD+**
        + **Gln + 2-oxoglutaraat + Fdred -> 2 Glu + Fdox**
        + Glutamine wordt weer omgezet naar glutamaat door transfer van deze amide groep naar molecule alfa-ketoglutaraat

Alfa-ketoglutaraat is afkomstig uit respiratie

* + - * + NADH vereist
      * 3) W 2 moleculen Glu gevormd => elke Glu geeft 1 molecule Gln
        + 1 vd Gln => recyclage tot Glu om cyclus draaiende te houden
        + 1 vd Gln => geexporteerd naar gastheer vanuit de nodule via xyleem
  + Assimilatie van nitraat
    - = planten die geen stikstof fixerende associatie aangaan nemen N op uit bodem als nitraat
      * Eerst nitraat NO3- reduceren tot ammonium NH4+ voordat het geïncorporeerd kan w in AZ en andere organische moleculen
      * Reductie nitraat tot NH4+ = 2staps reactie
    - Proces
      * 1) absorptie NO3- in wortel
      * 2) reductie van NO3- -> NO2-door enzyme **nitraat reductase (NR)**
        + **NO3- + NAD(P)H + H+ -> NO2- + NAD(P)+ + H2O**
        + NO2- gaat naar plastide in wortels of chloroplast in blad

Daar stap 3)

* + - * + Elektronen gaan naar NADPH

Enzyme geen voorkeur voor NADH of NADPH

* + - * + Opmerking: deze reactie kan ook omgekeerd: NO2- oxideren naar NO3- => afhankelijk vd concentratie NO2- en NO3-
      * 3) reductie NO2- -> NH4+ door enzyme **nitriet reductase (NiR)**
        + **NO2- + 6Fdred + 8H+ -> NH4+ + 6Fdox + 2H20**
      * 4) assimilatie ammonium (?)
        + Gevormde NH4+ w snel geassimileerd in oganische C zoals AZ en amiden
    - Nitraat reductase
      * = algemeen enzyme zowel in prokaryoten als eukaryoten
      * = belangrijkste Mo-proteïne bij niet stikstoffixerende planten
      * Activiteit van dit enzyme geïnduceerd door licht
      * Functie: N huishouding
      * Bouw: 3 stukken Moco, Mene & FAD
        + NADH = e-donor => reduceert FAD => e- doorgeven aan Heme proteïne (Hemegroep) => e- doorgeven aan Moco => e- doorgeven aan NO3- => reduceert tot nitriet
    - Nitriet reductase
      * Functie: N huishouding
      * Bouw: Fe4s4 en Heme
        + ferredoxine gereduceerd in lichreactie => e- doorgeven aan F4S4 => Heme => nitriet gereduceerd tot ammonium
    - Extra
      * Ferredoxine = elektronendonor bij prokaryoten
      * Gereduceerd NAD of NADP = elektronendonor bij hogere planten
  + Waar en wanneer
    - Stikstof opname hoog tijdens vroege groeifase & daalt wnnr reproductieve stadium start
    - Grootste deel N gaat naar jonge expanderende bladeren
      * Maximum: vlak voor volledige bladexpansie bereikt w
    - Daarna treedt vooral export op
      * Naast export treedt ook import op
      * Vb: Belangrijk op moment vd zaadrijping (export)
        + Stikstofbehoefte van ontwikkelde zaden = zo groot dat deze niet onmiddellijk uit bodem kan gehaald w

=> extra N nodig uit de bladeren (import)

* + - * Vb: Bij overblijvende planten => N uit senescerende bladeren gemobiliseerd & getransporteerd naar wortels voor opslag

2. Biologische stikstoffixatie

2.0 Algemeen

* **Biologische stokstoffixatie** 
  + = gebeurt exclusief door micro-organismen
  + Planten = eukaryoten
    - Eukaryote organisme ku ≠ N2 fixeren want bevatten niet het enzym dat de 3dubbele binding kan verbreken
  + Bacteria & cyanobacteria = prokaryoten
    - Enkel prokaryote organismen hebben enzym complex nitrogenase/dinitrogenase
  + **Nitrogenase** 
    - = enzym complex dat de reductie N2 to NH3 ammoniak katalyseert
* **Stikstoffixeerders** 
  + = prokaryoten die stikstof fixeren
  + Groeien traag & groeien in habitat rijk aan C
    - Reden: groot gedeelte vd EN die vrijkomt uit respiratie moet gebruikt w voor N2 fixatie => hierdoor minder EN beschikbaar voor groei
  + **Vrijlevende stikstoffixeerders** (micro-organismen)
    - Wijd verspreid
      * Habitat: marine & zoetwater sedimenten, bodems, blad en schorsopp, ingewanden diersoorten
    - Sommige aëroob
    - Meeste microaeroob
      * Meeste fixeren enkel N in aanw. van lage O2 conc
    - Er bestaan ook stikstoffixerende cyanobacteria
  + **Symbiotische stikstoffixeerders**
    - Meest bekende zie tabel
    - In deze symbiotische associatie
      * => plant aangeduid als host of gastheer
        + Microbiële partner = **microsymbiont**
      * => Geeft aanleiding tot vorming van grote multicellulaire structuren, de **nodulen** op wortel en uitz. Op stengel
        + = wortelknollen/ uitstulpingen aan wortel
        + = plantenweefsel waar microsymbiont in leeft
        + => cellen w hier gestimuleerd tot deling
        + => rozige kleur
      * => bij leguminosen/ vlinderbloemigen => microsymbiont behoort tot de **rhizobia** 
        + = de 3 genera microsymbionten samen
        + = bacteriën die gedifferentieerd zijn
        + = kunnen wortelknollen vormen

2.1 Biologische stikstoffixatie: biologisch bekeken

* **Biologische symbiotische stikstoffixatie**: **biologisch bekeken**
  + bij vlinderbloemigen (dit + GOGAT op examen)
  + Vereist complexe anatomische morfologische en biochemische interactie tussen de gastheer en het micro-organisme
  + **Infectieproces & nodule ontwikkeling/ knolvorming (nodulatieproces)**
    - Verschillende stadia tussen infectie en volwassen stikstoffixerende nodule:
      * A) bacteriële vermenigvuldiging; kolonisatie vd rhizosfeer; aanhechting aan de epidermis en aan de wortelhaarcellen
      * B) wortelhaarkrulling en deformatie; bacteriële invasie; ontwikkeling inectiedraad
      * C) Nodule initiatie en ontwikkeling in wortelcortex
      * D) vrijstelling van bacteria uit infectiedraad; differentiatie tot gespecialiseerde stikstoffixerende cellen
    - 1) het vroege stadium: kolonisatie en nodule initiatie
      * Rhizobia = vrijlevende, saprofytische bodembacteriën
        + In aanwezigheid van wortels vd gastheer => bacteriën delen & koloniseren de rhizosfeer
      * 1) Initiële aantrekking van rhizobia naar wortels **= pos. chemotaxis** 
        + Chemotaxis = adaptieve eig. bij micro-organismen

=> detecteren van nutriënten+ verwerven voor groei

=> bacteriën zwemmen naar haartje door concentratiegradiënt waar te nemen

* + - * 2) kolonisatie vd rhizosfeer
      * 2) wortels scheiden AZ, suikers,… en **flavonoïden** af
        + = nutriënten voor rhizobia in bodem
        + Flavonoïden

= niet chemotactisch, maar stimuleren of remmen de nodulatie

Functie: rol in synthese vd **nod factor**

* + - * 3) nod factor synthese door bacterie
        + = chitine afgeleiden met vetzuurstaart
        + = **lipo-chito-oligosacchariden**

Oligosach = reeks suikers achter elkaar

Chito = specifieke polymeerstructuur

Lipo = vetzuur gekoppeld

* + - * + => elke bacterie maakt eigen specifieke nod factor !
      * 4) secretie nod factor door rhizobia => uitgescheiden in rhizosfeer
        + Nod factor induceert in rhizosfeer veranderingen in groei en metabolisme vd wortel vd gastheer
        + Vb: verhoogde wortelhaar productie, vertakkingen, krullingen vd wortelhaartop, wortelvervorming,…..
      * 5) Voordat de gastheer gekoloniseerd wordt
        + Rhizobia scheiden een mitogeen signaal uit => celdeling in wortelcortex geïnduceerd

=> 1° nodule meristeem ontw.

= zone waar uiteindelijk nodule groeit

=> 2de meristeem ontwikkelt in pericykel

* + - * + 2 meristemen vergroeien => vormen de nodule
    - 2) invasie vd wortelharen & de infectiedraad
      * Invasie = binendringen van bacterie in de CW vd gastheer
        + => bacterie moet terecht komen in ruimte tssn CW & plasmamembraan
      * 1) kolonie rhizobia aanhechting aan tip vh groeiend wortelhaar
        + => Kolonie rhizobia w gevangen in krullende wortelhaarcel
        + => Wortelharen groeien door **tipgroei**

nieuw CW materiaal aangelegd aan de tip

* + - * 2) Binnendringen van bacterie in tip vd wortelhaar oa door CW degraderende enzymen
        + => toegang tot plasmamembraan
        + => bacteriën zitten BUITEN de cel
      * 3) CW invagineert => tubulaire instulping vd plasmamembraan ontstaat = **infectiedraad** 
        + => Infectiedraad bevat de koloniserende bacteria
      * 4) extensie infectiedraad door fusie met golgi vesikels
        + => Golgi vesikels = vers membraanmateriaal
        + => doordat steeds vers CW materiaal w afgezet => rhizobia komt niet terecht in de eigenlijke cel
      * 5) infectiedraad elongeert verder => tot basis vd wortelhaarcel bereikt
        + => versmelten infectiedraad met plasmamembraan volgende cel
      * 6) wanneer infectiedraad zich beweegt doorheen cortex => vormt vertakkingen
        + => door vertakkingen => vele cellen infecteren
    - 3) vrijstelling van bacteria in gastheercellen
      * Laatste stadium infectieproces
      * 1) membraan vd infectiedraad vormt vesikels
        + Elk vesikel bevat 1 of meerdere bacteria
        + Vrijsteling door afsnoering vesikels
        + => IN DE CEL (F)
      * 2) kort na vrijstelling => bacteria stoppen met delen
      * 3) bacteria groeien & differentiëren tot **bacteroïden** 
        + = gespecialiseerde stikstoffixerende cellen
        + = vorm waarin ze N gaan fixeren
        + = ander fenotype
      * 4) Bacteröiden blijven omgeven door **peribacteroid membraan**
      * 5) nodulen groeien door activiteit vh nodule meristeem
        + Bij groei nodulen

=> bacteriën nemen nieuw gevormde cellen in

=> aanlegging vaatbundels => ontstaat verbinding vaatbundel & wortel vd gastheer

Functie: aanvoer van C, aangemaakt door fotosynthese & afvoer van gefixeerde N vd nodule naar plant

2.2 Biologische stikstoffixatie: biochemisch bekeken

* **Biologische stikstoffixatie: biochemisch bekeken** 
  + N2 moeilijk reduceren door stabiele 3dubbele binding
    - In industrieel proces => 3dubbele binding door waterstof gereduceerd bij hoge P en T => veel EN nodig
    - In biochemisch proces => ook veel EN nodig
      * Hierbij w groot deel fotoassimilaten verbruikt
* **Dinitrogenase / nitrogenase**
  + = enzym complex dat de N2 fixatie katalyseert
  + = multimeer eiwitcomplex opgebouwd uit 2 proteïnen van versch grootte
    - **1) Fe-proteïne**
      * = klein proteïne
      * = dimeer bestaande uit 2 identieke polypeptiden
    - **2) MoFe-proteïne** 
      * = groter proteïne
  + Functie: N huishouding, N2 fixatie door microsymbiont !!
    - Symbiose ?
  + Enkel prokaryoten ku N fixeren
    - => bevatten genen die coderen voor dit enzym
  + Proces: 2 staps reductie tot NH3 door **ferredoxine, MoFe (= nitrogenase)**
    - 8H+ + 8e- + N2 + 16ATP -> 2NH3 + H2 + 16ADP + 16Pi
    - Stap 1: Fe-proteïne gereduceerd door 1° e- donor: ferredoxine
      * = klein proteïne dat FeS groep bevat
      * = krijgt zijn e- uit de respiratie
      * => e- w doorgegeven via ijzer dat in gereduceerde (ferro, Fe2+) of geoxideerde (ferri, Fe3+) kan voorkomen
      * per gereduceerd molecule N2 => ook 1 molecule H2 gevormd
    - stap 2: Gereduceerde Fe proteine => e- doorgeven aan MoFe-proteine => MoFe katalyseert de reductie van N2 en H+ naar NH3
      * ATP belangrijke rol in overdracht e- tssn Fe en MoFe proteine
* Energetische kost van stikstoffixatie
  + Biologische reductie van N2 => veel EN kosten
  + Uitgedrukt in ATP (adenosine trifosfaat)
    - 16ATP moleculen nodig / N2 molecule dat gereduceerd w
    - 9ATP extra nodig voor reductie van ferredoxine
    - Totaal: 25ATP/ N2
* Probleem: Nitrogenase is zuurstofgevoelig
  + Fe-proteine & MoFe-proteine snel & irreversibel geïnactiveerd door O2
  + Paradox: nood aan O2 voor energie (respiratie), maar O2 geeft inactivatie van nitrogenase
    - Bacterie heeft dus O2 wel nodig
    - Paradox opheffen via versch strategieën:
      * 1) facultatief anaeroob
        + Versch vrijlevende bacteriële stikstoffixeerder hebben een al dan niet facultatieve anaerobe levenswijze ontwikkeld
        + => N2 fixatie enkel onder anaerobe condities
      * 2) Scheiden respiratie en N fixatie
        + Andere org (vb cyanobacteria) hebben stikstoffixerend apparaat gescheiden in **heterocysten**
        + => Hebben verdikte meerlagige CW => diffusie O2 tegenh
      * 3) synthese van **leghemoglobine** 
        + In nodulen van leguminosen/vlinderbloemigen => O2 toevoer gereguleerd door leghemoglobine

= O2 bindend eiwit

= gesynthetiseerd door gastheer

= gelokaliseerd in bacteroid-geinfecteerde gastheercel

Structuur: gelijkend op hemoglobine in bloed

Functie: gelijkend op hemoglobine in bloed

=> binden van O2 & controle op vrijstelling van O2 in buurt van de bacteroide

* + - * + => O2 concentratie in balans gehouden
        + => gecontroleerde O2 spanning
        + => nitrogenase complex blijft actief
        + => hierdoor roze kleur knol (door leghemoglobine)
  + Figuur ppt 12
    - Suikers uit floëem host => ENhuishouding van bacteroïden voor N2 fixatie
    - NADH in en ATP uit
* Nitrogenase en H2 productie
  + H2 = bijproduct vd stikstoffixatie reactie
    - Per molecule N2 gereduceerd => ontstaat 1 molecule H2
  + Alle stikstoffixeerders produceren H2
    - 25-30% vh ATP en e- gebruikt door nitrogenase => gebruikt voor H2 productie = verspilling
    - Scheiden wel niet allemaal H2 uit naar atmosfeer
      * Veel stikstoffixerende org. bevatten O2 afhankelijk enzym = **hydrogenase** 
        + => gedeelte energieverlies door H2 productie => gecompenseerd w
        + => hierbij w H2 gekoppeld aan ATP productie

2.3 Export van gefixeerde stikstof

* Export gefixeerde stikstof
  + Als NO3-
  + Als amiden & ureïden

2.4 Genen die coderen voor stikstoffixatie

* Genen
  + Verschillende genen in microsymbiont & in gastheer coderen voor stappen in nodulatie & de biologische stikstoffixatie
  + Bacteriële genen
    - Nif-genen
      * Functie: Regelt de nitrogenasesynthese
      * Bevatten structurele genen
        + => coderen voor synthese nitrogenase proteïne
      * Bevatten regulatorische genen
    - Nod-genen
      * Functie: Coderen voor synthese vd nod factor
      * 3 nod genen: nodA, nodB, nodC terugvinden bij rhizobia
      * Liggen op plasmide, het sym-plasmide (symbioytisch)
        + = groot circulair stuk bacterieel DNA
    - Nif en fix genen vd rhizobia
      * Functie: betrokken bij stikstoffixatieproces
      * Aangeschakeld tijdens latere stadia vd noduleontwikkeling
      * Nif: in vrijlevende & symbiotische micro org
      * Fix: enkel in symbiotische bacteria
  + Plantengenen
    - NOD-genen
      * = nodulines = nodule-specifieke proteïnen bij de gastheer
      * Functie: expressie van NOD-gen zorgt voor ontw. actief nodule
      * ENOD
        + = vroegere noduline genen
        + Komen tot expressie in vroeg stadium: infectieproces & nodule ontwikkeling
        + Functie: Betrokken bij plasmamembraan vd infectiedraad & in aanleg vh nodule primordium
      * LNOD
        + = late noduline genen
        + Komen overeen met start vd stikstoffixatie
        + Functie: betrokken in werking & onderhoud vd nodule
        + Vb: leghemoglobine

3. Andere assimilatiewegen

* Fosfor assimilatie
  + Fosfor
    - Fosforbeschikbaarheid op aarde neemt sterk af door uitlogen P
    - Rechtstreeks uit bodem
    - Sterke fertilizer
  + Hoe komt P in plant?
    - 1) P vrijgesteld door verzuring in bodem & vrijstellen door carboxylaten (citraat, malaat)
    - 2) P in bodem => opname P uit bodem via PHT transporters
  + PHT transporter: hoe eruitzien, hoe werken ze?
    - = fosfatetransporter
    - = transmembranaire eiwitten/ transmembranaire alfa-helices
      * Alfa-helices maken deel uit vd porie structuur
    - Rocking banana model = open & sluiten vd cyclus
      * Pi/H+ cotransport
        + 1) Door binden v proton => eiwit beschikbaar voor binden P
        + 2) eiwitconformatie verandering => P eruit
        + Geen EN nodig, enkel waterstofgradiënt!
* Zwavel assimilatie
  + Oxidatie in bodem
  + Proces
    - 1) Transport door plant als SO4 2-
    - 2) Opname SO4 2- door SO4 2- transporter
    - 3) ATPase => H+ gradiënt => gebruikt voor SO4 2- transporter
      * = Gaat H+ e SO4 2- transporteren
      * = ladingsgevoelig: membraanpotentiaal & pH gradiënt
      * 2- en 3+ => netto w er lading verplaatst: 1+ naar de cel verplaatsen
    - 4) Reductie tot Cys & **glutathion**
      * Gluthation
        + = tripeptide = 3AZ aan elkaar: gl, cys en glutamate
        + = niet via de klassieke peptidebinding: binding via restgroep COO- !!!
        + Functie: redoxbuffer & synthese **fytochelatine**
      * Gluthathion conc. in cel ~ zwavelconcentraties
        + => zwavelconc bepaalt hoeveel gluthation
  + Affiniteit = maat voor hoe specifiek de carrier is voor sulfaat & hoe goed sulfaat erop bindt
* Ijzerassimilatie
  + Eudicotylen:
    - Samenvatting
      * **ferric reductase oxidase (FRO)** 
        + = enzyme
        + = transmembranair oxido reductase
        + = sterk induceerbaar

=> als concentraties laag in bodem

=> dan activiteit stijgt

* + - * Reductie Fe3+ -> Fe2+
      * **+ Fe2+ transporters (IRT)**
    - werking
      * FRO reduceert Fe3+ -> Fe2+ met e- van NADPH
      * Fe2+ kan door carrier door cel w getransporteerd (niet Fe3+)
      * Fe ionen aan chelator (org. zuren) koppelen => Fe in oplossinig houden => beter oplosbaar in bodem (?)
  + Grassen:
    - Samenvatting
      * secretie **fytosideroforen** 
        + = opgebouwd uit methionine
        + Functie: Werken als sidefoor (?) = passage ion helpen (?)
      * + FS-Fe transporters
    - Werking
      * Fe(III) -PS in cel opgenomen => vrijgesteld in cel
      * Zie tekening
  + Ijzer: pH gradiënt onafhankelijk !!!!!
    - ⬄ zwavel, nitraatopname