

·综述·

植物硫营养代谢、调控与生物学功能

吴宇[†], 高蕾[†], 曹民杰, 向成斌^{*}

中国科学技术大学生命科学学院, 合肥 230027

摘要 植物作为无机硫的主要还原者, 在全球的硫循环中起着关键作用。植物对土壤中硫酸盐的吸收运输和同化代谢, 以及一系列具有重要生物学功能的含硫代谢产物的合成, 不但与植物生长发育、耐逆和抗病虫害等密切相关, 而且影响农作物产量与品质。硫营养的代谢和调控非常复杂, 且生物学功能众多。本文综述了近年来植物硫营养代谢及调控及其在逆境胁迫中的生物学功能等方面的新进展, 同时讨论了该领域悬而未决的重要生物学问题和研究动向, 进而提出硫营养在农业生产上的重要性和所面临的新问题。

关键词 拟南芥, 抗病虫害, 谷胱甘肽, 调控, 逆境胁迫, 硫转运子, 硫营养代谢

吴宇, 高蕾, 曹民杰, 向成斌 (2007). 植物硫营养代谢、调控与生物学功能. 植物学通报 24, 735–761.

硫是植物所需的6种大量营养元素(macronutrients)中含量最少的一种, 约占植株干重的 0.1%。硫虽然不是植物细胞的结构性组成元素, 但它却发挥极其重要的功能。硫酸盐是土壤中硫营养的主要存在形式, 被植物根系以主动方式吸收进入植物体内。在大气污染严重的地区, SO₂ 与 H₂S 可以进入叶片, 但这只是硫营养吸收的次要形式。SO₄²⁻ 经过植物一系列还原与同化反应后进入有机骨架, 生成半胱氨酸(Cys)。植物以 Cys 为前体, 合成众多具有重要生物学功能的代谢产物, 直接关系到植物耐逆境胁迫和农作物的产量与品质(Leustek et al., 2000; 廖红和严小龙, 2003)。

由于对工业含硫废气排放的控制以及纯氮肥的施用, 作物缺硫的问题开始浮出水面并逐渐受到重视。植物生长环境中硫元素的缺乏, 特别是土壤中硫含量过低, 会导致植物的正常生理活动受阻、代谢紊乱, 从而降低植物对逆境胁迫的耐受性以及对病虫害的抵抗力, 甚至导致生态系统的破坏(Bearchell et al., 2005; Feechan et al., 2005), 对植物产量及其品质产生重要影响(Miyake et al., 1999; Tabe and Droux, 2002; Hirai

and Saito, 2004)。

我国土壤的供硫现状比较严峻, 特别是在我国南方红壤地区, 由于长期施用不含硫或者含硫少的化肥, 已经出现不同程度的缺硫现象。我国南方 10 省 865 县 6 777 个土样测定结果显示, 土壤有效硫小于有效硫临界值 12 mg·m⁻³ 的约占总数的 26.5%, 若 10 省耕地按总面积 2.5×10⁷ hm² 计算, 缺硫的面积就达到 6.6×10⁶ hm²。而对于北方 11 省 671 个土样的测定表明, 有 203 个土样的有效硫含量低于 12 mg·m⁻³, 占总数的 30.3%, 潜在缺硫土壤占 22% 左右, 不缺硫的土壤约为 48%。这些数据均表明, 在我国已经有较大面积的缺硫土壤出现(刘崇群和曹淑卿, 1990; 陈国安, 1994; 蒋高明等, 1995; 刘崇群, 1995a, 1995b)。如果对缺硫现状的严峻性还认识不足的话, 土壤中的硫将被逐渐耗竭, 缺硫问题也将日益严重。更为重要的是, 硫营养直接关系到植物对环境胁迫的耐受性, 影响作物产量。为了保证我国农业可持续稳定的发展, 植物硫营养问题必须受到应有的重视(邓纯章和龙碧云, 1994)。

收稿日期: 2007-04-16; 接受日期: 2007-06-18

基金项目: 国家自然科学基金(No.30471038)

[†] 共同第一作者。

^{*} 通讯作者。E-mail: xiangcb@ustc.edu.cn

1 植物硫营养吸收运转和同化代谢

1.1 硫酸盐的吸收运转和同化代谢

植物体内硫酸盐的同化可分为以下4步: (1) 硫酸盐的吸收和转运; (2) 硫酸盐的活化; (3)硫酸盐的还原; (4) Cys 的合成。第4步是还原态硫进入代谢的唯一途径, 从 SO_4^{2-} 到 S^{2-} 硫化物的还原仅发生在植物细胞的质体中(Leustek et al., 2000)。

1.1.1 硫酸盐的吸收和转运

土壤中的 SO_4^{2-} 是植物体吸收利用硫的主要形式。在根部细胞膜上的硫酸盐转运子的作用下, SO_4^{2-} 和 H^+ 按照 1:3 的比例以同向协同运输方式被主动吸收, 质膜上的 ATPase 将细胞内 H^+ 泵出, 由此形成的浓度梯度为硫酸盐的泵入提供动力; 如果体外 pH 值升高, 硫的吸收就被抑制(Takahashi et al., 1997; Maruyama-Nakashita et al., 2004c)。进入植物体根系内的 SO_4^{2-} 已被运输到地上部分, 最终转运进入叶绿体和质体被还原同化。硫酸盐可以在根部暂时贮存, 液泡被认为是细胞中硫的主要贮藏地, 在需要时将硫释放出来(Bick and Leustek, 1998)。

在硫吸收的过程中, 有多种硫转运蛋白协同作用, 它们在不同的组织中以不同水平表达, 其亲和力和表达方式的差异体现了它们各自在功能上的差异。高亲和力和转运子一般在根部特异性表达, 主要负责吸收土壤中的硫。低亲和力转运子主要在叶片中表达, 负责调节植物细胞间硫的转运。细胞从外界吸收硫酸盐被认为是关键的调控环节之一(Vauclare et al., 2002)。

模式植物拟南芥的硫酸盐转运子家族 模式生物拟南芥的硫酸盐转运子家族有 12 个成员。根据编码序列的同源性、组织或细胞定位的不同以及动力学特性, 它可分为 4 个亚家族: *AtSultr1*(*Sultr1;1*、*Sultr1;2*、*Sultr1;3*)、*AtSultr2* (*Sultr2;1*、*Sultr2;2*)、*AtSultr3* (*Sultr3;1*、*Sultr3;2*、*Sultr3;3*、*Sultr3;4*、*Sultr3;5*)和*AtSultr4* (*Sultr4;1*、*Sultr4;2*)。 *AtSultr 1-4* 分别负责不同组织和胞内硫酸盐的转运。首先 SO_4^{2-} 跨质膜运输, 然后通过木质部运输从根系转运到地上部

分, 最后通过韧皮部运输到不同的组织。同时, 细胞内的硫酸盐转运子也是必需的, 主要用于将 SO_4^{2-} 转运到质体中, 用于还原, 或者运输到液泡中贮存。

*AtSultr1*亚家族的成员是高亲和力的硫转运子, 主要但并非专一性地在根系表达。当环境中硫含量降低时, 这个亚家族的成员在转录水平上受到调节。*Sultr1;2* 和 *Sultr1;1* 有 72.6% 的同源性, 负责拟南芥根部从环境中摄取硫酸盐与硫酸盐转运(Yoshimoto et al., 2002; Maruyama-Nakashita et al., 2004a)。而 *Sultr1;3* 也是拟南芥中硫转运的必要成员, 参与拟南芥中硫酸盐的重新分布。它是特异表达于子叶和根系韧皮部的高亲和力和硫酸盐转运子。低硫情况下, *Sultr1;3* 在根系和叶片中的表达均增强。在 *Sultr1;3* 的 T-DNA 插入缺失突变体中, 硫酸盐被阻滞在子叶中无法向地下部分转运, 说明 *Sultr1;3* 负责硫酸盐从源到点的运输(Yoshimoto et al., 2003)。对硫营养吸收突变体的分析证明, *Sultr1;2* 也可吸收转运硒酸盐(Shibagaki et al., 2002; Kassis et al., 2007)。

*AtSultr2*亚家族的成员是低亲和力的硫转运子, 主要表达于维管组织, 负责硫元素的组织间分布。*Sultr2;1* 和 *Sultr2;2* 这 2 个基因的表达模式在油菜和拟南芥中是有差异的。油菜中 *Sultr2;1* 在根、茎、叶中表达, 而 *Sultr2;2* 在根系表达; 拟南芥中二者均在根和叶中表达。仅在低硫条件下 *Sultr2;1* 才在油菜根系中表达, 同时低硫也会上调 *Sultr2;2* 在根系中的表达(Buchner et al., 2004)。低硫胁迫同样会诱导 *AtSultr2;1* 表达, 但对 *AtSultr2;2* 的表达影响不大。报告基因实验表明, *AtSultr2;1* 表达于根木质部和中柱鞘以及叶片的木质部和韧皮部; *AtSultr2;2* 在根的韧皮部和叶片的维管束中特异表达(Takahashi et al., 2000)。

关于第 3 个亚家族还有很多未知的问题有待探索, *Sultr3;1*、*Sultr3;2*、*Sultr3;3* 和 *Sultr3;4* 转运子的具体功能还未见报道。了解比较详细的是 *Sultr 3;5*, 它与 *Sultr2;1* 共表达于根系维管组织, 组成型表达的 *Sultr3;5* 本身的硫转运能力不明显, 但是在低硫胁迫时, 它可以辅助加强 *Sultr2;1* 的功能, 促进 SO_4^{2-} 由根系到地上部分的运输(Kataoka et al., 2004a)。另外在 *Lotus*

*japonicus*中已经发现了1个*Sultr3;5*的同源基因, 它表达于固氮根瘤的共生膜上, 主要用于对根瘤菌的硫运输和氮元素的固定。另外, 这个同源基因在酵母中表达时可以起到硫转运的功能, 这一点也有别于*AtSultr3;5* (Krusell et al., 2005)。

*Sultr4;1*和*Sultr4;2*特异地表达于根系和上胚轴中柱鞘细胞以及木质部薄壁组织细胞的液泡膜上。*Sultr4;1*在根系中组成型表达, 不受低硫胁迫诱导; *Sultr4;2*受低硫诱导上调。*Sultr4*类硫转运子的主要功能是将液泡内的硫酸盐转运到胞质, 在低硫条件下, 又迅速将液泡贮存的硫酸盐释放到维管组织, 从而调节根系组织液泡的硫贮存能力(Kataoka et al., 2004b)。

除以上12个家族成员外, 拟南芥基因组中还有2个同源性较低的基因, 可视为第5个亚家族。但其硫转运子的功能还未见报道, 有待今后研究。

虽然人们对硫酸盐的吸收转运有较深的认知, 但是硫酸盐是如何进入叶绿体和质体这一关键步骤仍然不清楚。已经被研究的几个硫转运子亚家族成员无一定位于叶绿体或质体膜上, 而生物信息预测定位的准确性差, 与实验结果误差很大。比如*Sultr4*亚家族被预测定位在叶绿体内膜上, 但实验结果却显示定位于液泡膜上(Kataoka et al., 2004b)。*Sultr3*亚家族的蛋白定位还未见报道。叶绿体膜蛋白组学的研究, 可为硫转运蛋白在叶绿体膜上的存在提供直接证据。令人惊讶的是, 在叶绿体膜上仅发现*Sultr1;1* (Ferro et al., 2002), 而该转运子主要在根系中表达(Yoshimoto et al., 2002)。由此可见, 硫酸盐转运子家族还有许多未解之谜, 硫酸盐如何进入叶绿体和质体仍然是硫营养研究中一个悬而未决的重要问题。

1.1.2 硫酸盐的活化

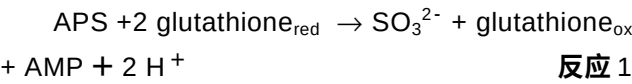
进入植物体内的硫酸盐可被转运入叶绿体或质体, 之后被活化而进入同化代谢(Marzluf, 1997; Leustek et al., 2000), 也可以进入液泡中贮存。在*E. coli*、*S. cerevisiae*和真菌中, 硫酸盐的活化均分为两步反应, 而植物体中硫酸盐的活化只需一步。在质体内, 由ATP提供能量, ATPS(ATP硫酸化酶)催化 SO_4^{2-} 生成APS (5'-腺

苷磷酸硫酸)(Hatzfeld et al., 2000; Rotte and Leustek, 2000)。APS在能量上是不稳定的, 可以被APR(APS还原酶)还原成 SO_3^{2-} , 也可以被APS激酶磷酸化为PAPS (3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulfate)(Lee and Leustek, 1998)。事实上, PAPS可以参与磺化作用(例如: 维生素B的磺基化), 同时它也是APS的贮藏形式, 可以在DNPase(与*S. cerevisiae*的HAL2蛋白同源)的催化下生成APS; 已经有分析表明, 低硫胁迫可以诱导DNPase 编码基因的表达上调(Peng and Verma, 1995; Quintero et al., 1996)。

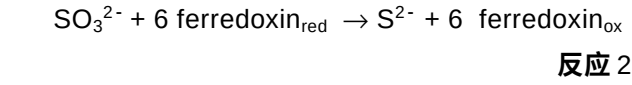
拟南芥中 APS 基因家族 拟南芥中有4个ATP硫酸化酶的编码基因: *APS1* (At3g22890)、*APS2* (At1g19220)、*APS3* (At4g14680)和*APS4* (At5g43780)。其中*APS2* (At1g19220)编码的是胞液ATP硫酸化酶, 而其余3个ATPS均定位于质体(Hatzfeld et al., 2000), 占叶片中ATPS酶总量的70% - 95%。由于硫还原的其它酶类(APR和SIR)仅定位于质体中, 所以质体中的ATP硫酸化酶参与硫同化过程, 胞液中的ATP硫酸化酶可能具有其它功能: 如胞液中的硫酸盐化反应。拟南芥中的ATPS分子量约为52 kDa, 其中*APS3* (At4g14680)的产物是同源三聚体。开花植物中APS在叶片和根系中均有表达, 其中拟南芥根系中ATPS的活性是叶片ATPS活性的30%, 这也说明了根系和叶片在硫酸盐的同化途径中均起到了重要作用(Rotte and Leustek, 2000)。

1.1.3 硫酸盐的还原

硫酸盐的还原专一性地发生在质体中, 分两步反应。首先, APS还原酶(APR)将电子从GSH转移到APS, 进而生成 SO_3^{2-} (反应1)。



然后, 在亚硫酸盐还原酶(SIR)作用下, SO_3^{2-} 从铁氧还蛋白(ferredoxin)接受电子产生 S^{2-} (反应2)。



拟南芥中 APR 基因家族以及 SIR 基因 拟南芥

中 APR 由 3 个基因编码: *APR1* (At4g04610)、*APR2* (At1g62180)和 *APR3* (At4g21990)。植物体内的 APS 还原酶由 2 个结构域组成: N 端的催化结构域及 C 端的电子传递结构域(参与 APR 和电子供体 GSH 的相互作用)(Setya et al., 1996; Bick et al., 1998, 2000; Bick and Leustek, 1998; Kopriva, 2006)。APR 是硫酸盐还原途径的关键酶, 植物体内 APR 的结构不同于硫酸盐还原细菌中 APR 的结构。植物体内的 APR 中不含有黄素, 而是以[4Fe-4S]作为辅助因子。

拟南芥 APR 分子量约为 50 kDa, 含有 2 个结构域: 其中氨基端结构域和细菌 APR 同源, 羧基端结构域和硫氧化蛋白(Trx)同源。尽管拟南芥 APR 的羧基端和 Trx 同源, 但是羧基端主要作为谷氧还蛋白起作用。Trx 和谷氧还蛋白的不同之处在于, 它们从不同来源获取电子: Trx 从 NADPH 和 NADH 获取电子; 而谷氧还蛋白从还原态 GSH 获取电子。APR 是以还原态 GSH 作为电子供体, 其羧基端谷氧还蛋白结构域可以调节此功能 (Setya et al., 1996; Bick et al., 1998; Bick and Leustek, 1998)。目前还不能确定 GSH 是否是拟南芥 APR 的唯一电子供体(Kopriva, 2006)。

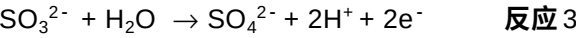
拟南芥中 *APR1* 编码的氨基酸序列与 *APR2* 和 *APR3* 的同源性分别为 86.7% 和 91.9%。在氮缺乏的情况下, 拟南芥的 *APR* 表达下调: 其中叶片中 *APR1* mRNA 和 *APR2* mRNA 的含量迅速降低, 而 *APR3* mRNA 含量降低得比较缓慢; 而在根系中主要是 *APR3* mRNA 的含量迅速降低。*APR1* 和 *APR2* 在转录水平上还受 H₂O₂ 与 JA 的上调 (Xiang and Oliver, 2002)。另外, 体外生化研究表明 APR1 在氧化胁迫条件下被活化, 这一现象很有可能是由二硫键的形成引起的。

植物体内的铁氧还蛋白(ferredoxin)依赖型 SIR 是由 2-4 个相同的亚基组成, 并定位于质体的寡聚血红素蛋白; 每个亚基含有 1 个 siroheme 和辅因子[4Fe-4S]。与肠道细菌、酵母和真菌的 NADPH 依赖型 SIR 相比, 植物体内 SIR 缺少了黄素酶结构域(Bork et al., 1998; Nakayama et al., 2000)。

拟南芥只含有 1 个定位于质体的 SIR 编码基因 (AT5g04590), 因而拟南芥中 S²⁻ 主要是在质体部位生

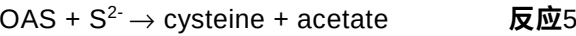
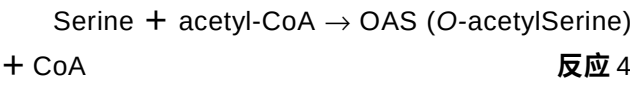
成。在光合作用组织中, SIR 的电子供体是铁氧还蛋白 (Nakayama et al., 2000)。在非光合作用组织(根系)中, SIR 的电子供体由 NAD(P)H、ferredoxin NADP-还原酶以及 ferredoxin 协同提供(Yonekura-Sakakibara et al., 2000); Ferredoxin NADP-还原酶将 NADPH 的电子转移到 SIR, 而特殊形式的铁氧还蛋白(Fd)和高的 NADPH/NADP⁺ 比率是硫酸盐还原的关键。

另外, 硫酸盐还原的这两步反应中的 SO₃²⁻ 和 S²⁻ 均对细胞有害。S²⁻ 可以与细胞色素 aa3 结合, 进而抑制呼吸作用。而 SO₃²⁻ 的解毒主要归功于过氧化物酶体中的钼依赖的亚硫酸氧化酶(SO)(Maruyama-Nakashita et al., 2004; Jost et al., 2005)。这一反应也是 Cys、Met 以及硫苷脂氧化降解的最终步骤 (反应 3)。



1.1.4 Cys 的合成

Cys 的合成是无机硫同化形成有机硫的关键步骤, 也是硫 - 氮营养协调中的主要调控环节。在 serine acetyltransferases(SAT)和 O-acetylserine(thiol)lyase (OASTL)的作用下, S²⁻ 和 OAS 生成 Cys(反应 4 和 5)。SAT 将 L-Ser 和 acetyl-CoA 催化生成 OAS。OASTL 属于吡哆醛-5'磷酸(PLP)依赖型酶家族, 催化 β 替换反应, 因而又被命名为 β 替换丙胺酸合成酶(Bateman et al., 2002)。PLP 依赖型酶家族由 OASTL 和 CAS(L-3-cyanoalanine synthase)组成, OASTL 和 CAS 结构同源性很高, 均可以高效催化 Cys 和 β-cyanoalanine 的生成(Yamaguchi et al., 2000; Warrilow and Hawkesford, 2002)。



Cys 合成酶(SAT/OASTL 复合体) Cys 合成酶是一个由 SAT 和 OASTL 组成的多聚复合体。拟南芥中有 5 个编码 SAT 的基因: *Serat1;1* (At5g56760, SAT-c)、*Serat2;1* (At1g55920, SAT-p)、*Serat2;2* (At3g13110, SAT-m)、*Serat3;1* (At2g17640)和

Serat3;2 (At4g35640)。这 5 个 *Serat* 基因主要在维管系统中表达(尤其是韧皮部), 这一结果表明拟南芥采用了酶活特性各异和时空特异的 SAT, 以保证在不同的生长环境和发育阶段中 Cys 的供给。

Serat1;1、*Serat2;1* 和 *Serat2;2* 在大部分组织中组成型表达。*Serat1;1* 定位于胞液, *Serat2;2* 定位于线粒体, 而对于 *Serat2;1*, 有分析认为其定位在细胞液 (Ruffet et al., 1995; Howarth et al., 2003)。而 Noji 等(1998)的分析表明随着生长阶段的变化, *Serat2;1* 可以定位于质体。细菌中 SAT 作为硫代谢通路的正调控因子, 受到 Cys 和 OAS 的反馈抑制, 而大部分植物中的 SAT 不受 Cys 调节。拟南芥中, 定位于胞液的 *Serat1;1* 也受 L-Cys 的反馈调节, 但是细胞器定位的 *Serat2;1* 和 *Serat2;2* 不受 L-Cys 的影响 (Urano et al., 2000)。

Serat3;1 和 *Serat3;2* 定位于胞液, 且在多数组织中的表达都很微弱, 同时在低硫和重金属胁迫下, *Serat3;2* 的表达量变化显著, 这表明 *Serat3;1* 和 *Serat3;2* 主要用于胁迫条件下 OAS 的合成。另外, L-Cys 对 *Serat3;1* 的转录无调节作用, 但是可以显著抑制 *Serat3;2* 的转录 (Kawashima et al., 2005)。

OASTL 以磷酸吡哆醛为辅因子, 在拟南芥中由 3 种基因编码: *OAS-TLA* (At4g14880)、*OAS-TLB* (At2g4375) 和 *OAS-TLC* (At3g59760), 分别定位于胞液、质体和线粒体。Cys 的合成是硫酸盐还原的关键阶段, 可以使无机硫酸盐固定入碳骨架。但是由于 OASTL 的低亲和力和半组成型表达形式, 它普遍被认为是调节机制中的非限制性酶类。

Kredich 于 1996 年首次将细菌中发现的 SAT 和 OASTL 紧密结合形成的高分子量多酶复合体命名为 Cys 合成酶 (Brown-Augsburger et al., 1996)。Cys 合成酶由 OASTL 二聚体和 SAT 同源三聚体通过蛋白间相互作用组成 (Giordano et al., 2000; Tabe and Droux, 2002; Jost et al., 2005)。根据最近晶体结构研究结果推测, Cys 合成酶可能是由 6 个 SAT 与 4 个 OASTL 组成的复合体 (Wirtz and Hell, 2006)。事实上, 只有游离态的 OASTL 才可以催化 Cys 的合成, 而双酶复合体中的 OASTL 没有活性, 它作为双酶复合体的调节亚

基, 影响 SAT 的酶学性质, 而 SAT 仅在双酶复合体中才具有酶活性 (Giordano et al., 2000; Berkowitz et al., 2002; Tabe and Droux, 2002)。细胞内 OASTL 的活性是 SAT 的 100-300 倍, 而且大部分的 OASTL 处在游离状态, 因此 SAT 的活性是 OAS 生成的限制因素。研究表明 Cys 合成酶不仅具有合成 Cys 的功能, 还具有脱巯基的作用 (Bloem et al., 2004)。现已证明 Cys 合成酶也是通过显性负突变体方法 (dominant-negative mutant) 对 Cys 合成进行调控 (Wirtz and Hell, 2007)。

Cys 合成酶复合体受到一系列代谢物质的调节。在低硫条件下, 相对较高的 OAS 含量导致复合体的解离; 而硫元素充足时, 较低的 OAS 含量又促进复合体的形成, 以增加 Cys 合成所需的 OAS (Blake-Kalff et al., 1998)。同时, Cys 衍生物的生成对 SAT 的活性及稳定性也起到了调节作用。除质体外, 细胞液和线粒体内也有 SAT/OASTL 复合体存在, 这一结果正好符合下面 2 个现象: (1) 质体、胞液和线粒体均是氨基酸的合成场所; (2) 由于 Cys 二硫键和周围介质的相互作用, 氨基酸不能跨膜运输。另一方面, 胞液 SAT/OASTL 复合体的酶学活性有助于解除游离 S^{2-} 的毒性, 同样, 线粒体 SAT/OASTL 复合体对 S^{2-} 的清除可以防止 S^{2-} 和细胞色素 aa3 结合, 并且硫胺、生物素和铁硫簇等硫依赖的生物合成过程也和线粒体内 Cys 的合成能力紧密相关 (Gueguen et al., 2000; Picciocchi et al., 2003)。

1.2 硫营养代谢中的重要代谢旁路及其功能

Cys 是硫营养代谢中的枢纽, 它在细胞内积累量很低, 但通量很高, 同时也是众多具有重要功能的含硫化合物合成的前体 (图 1)。另外, 还原态的 Cys 也是维生素以及辅酶因子 (如硫胺、硫辛酸、生物素和铁硫簇) 的硫供体 (Beinert, 2000; Leustek et al., 2000; Marquet, 2001; Gerber and Lill, 2002; Jost et al., 2005)。

谷胱甘肽的合成与降解 Cys 是合成植物体内重要抗氧化物谷胱甘肽的底物, 通过两步酶促反应合成谷胱甘肽。第一步反应是合成 γ -glutamylcysteine (γ -EC), 在 γ -EC 合成酶 (γ -EC synthetase) 的催化作用下, Cys 与 Glu 以 γ 肽键连接形成 γ -EC, 这是谷胱甘肽合成中的关

键限速反应步骤；第二步是在谷胱甘肽合成酶(*glutathione synthetase*)的作用下, γ -EC 与 Gly(或 Ala)形成谷胱甘肽(或 *homoglutathione*)。两步反应都需要 ATP 提供能量。谷胱甘肽作为有机硫的主要运输与贮存形式之一(Foyer et al., 2001; Noctor et al., 2002), 其降解必然受到严格控制, 但其降解生化途径的研究直到最近才有所进展, 一个与动物类似的 γ -glutamyl cycle 也被发现存在于植物中(Ohkama-Ohtsu et al., 2007a, 2007b)。

谷胱甘肽是合成 PCs (*phytochelatins*) 的直接前体。PCs 是植物和一些真菌所特有的重金属螯合短肽, 其合成是通过酶促反应实现的, PCS (*PC synthase*)催化谷胱甘肽的聚合而形成不同分子量的 PCs(Zenk, 1996; Ha et al., 1999; Vatamaniuk et al., 1999)。谷胱甘肽与维生素C所形成的氧化还原偶联构成叶绿体中主要的过氧化氢清除系统(Noctor and Foyer, 1998)。谷胱甘肽是谷胱甘肽转移酶(*glutathione S-transferases*, GSTs)所催化反应的底物, 在有机毒物的

清除中起重要作用。此外, 还原态谷胱甘肽(GSH) 可被氧化形成氧化态谷胱甘肽(GSSG), GSSG在谷胱甘肽还原酶的作用下被还原为GSH, 从而构成细胞内主要的氧化还原缓冲系统, 这一缓冲系统不但在抗氧化胁迫中发挥作用, 而且在氧化还原等信号转导中也有至关重要的作用(Gomez et al., 2004; Fratelli et al., 2005; Meyer and Hell, 2005; Michelet et al., 2005; Kranner et al., 2006)。

谷胱甘肽不仅在植物耐逆境胁迫中具有重要功能(后述), 还参与调节细胞分裂, *GSH1*功能缺失突变体*rml1*根系发育异常 (Vernoux et al., 2000), 降低植物体内谷胱甘肽的含量也使根系发育受到影响, 从而影响植物的抗旱性状 (Xiang et al., 2001)。谷胱甘肽在生物固氮的结瘤过程中也是必需的 (Frendo et al., 2005; Harrison et al., 2005)。

Met 的合成及其衍生代谢产物 Cys 是合成 Met 的前体, Cys 和 Asp 通过多步酶促反应形成 Met。Met 不仅是两个必需的含硫氨基酸之一, 也是合成 S-

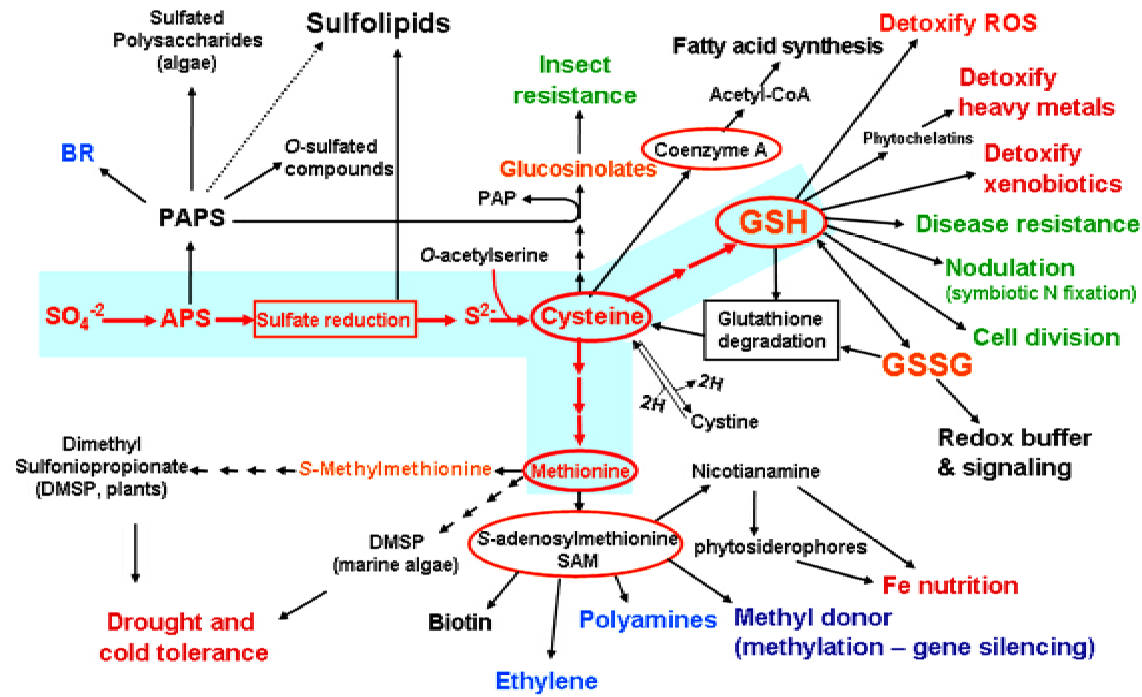


图1 植物硫营养代谢途径及相关生物学功能(Crawford et al., 2000)
Figure 1 Sulfur assimilation and metabolism, major metabolic branch pathways, and biological functions in higher plants (Crawford et al., 2000)

adenosyl methionine (SAM)的前体。SAM 在植物体中具有重要功能,它是合成植物激素乙烯的前体(Bleecker and Kende, 2000; Fontecave et al., 2004; Burstenbinder et al., 2007),同时也是合成多胺(polyamines) (Illingworth et al., 2003; Brosnan and Brosnan, 2006)与烟胺(nicotianamine)的前体(Higuchi et al., 1999; Ling et al., 1999)。烟胺是植物铁营养吸收所必需的(Pich et al., 2001; Hell and Stephan, 2003)。此外, SAM 是重要的甲基供体,参与基因沉默中的甲基化反应和microRNA的甲基化修饰(Rocha et al., 2005; Yu et al., 2005)。

SAM 也是合成 dimethyl sulfoniopropionate (DMSP)和S-methylmethionine (S-methylMet) 的前体,DMSP的积累通常发生在海滩植物(如大米草)之中,在这些植物的抗逆境胁迫中发挥重要作用(Kocsis et al., 1998)。S-methylMet 也在植物中积累,被认为是有机硫的运输与贮存形式之一(Rhodes et al., 1997; Kocsis et al., 1998; Bourgis et al., 1999; Ranocha et al., 2001; Lyi et al., 2007);此外, SAM是合成含硫维生素(如 biotin 和 B1 等)的前体。

b- 硫代葡萄糖苷(glucosinolate)的合成与降解
 β -硫代葡萄糖苷是一类富硫次生代谢物,多在十字花科植物中积累,其合成也是始于 Cys, 并需要 PAPS (Mikkelsen et al., 2002) 和硫转移酶(sulfotransferase)的参与(Hirai et al., 2005; Klein et al., 2006)。 β -硫代葡萄糖苷被芥子酶水解生成具有生物活性的 nitriles、epithionitriles及isothiocyanates, 在植物抗病虫中起重要作用(Agrawal and Kurashige, 2003; Zhang et al., 2006)。Isothiocyanates 具有防癌的功能,有益于人类健康(Tsuda et al., 2004)。

PAPS 作为通用高能硫供体 APS 在 APS 激酶(APS kinase) 的作用下,与 ATP 反应形成 PAPS。PAPS很可能是一个通用高能硫供体,许多具有重要生物学功能的代谢物的合成与修饰都需要 PAPS 提供硫,如构成叶绿体膜重要组成的硫脂(sulfolipids)、芸苔素类脂和信号短肽的修饰等(沈世华和朱至清, 1999; Lindsey, 2001; Bahyrycz et al., 2004; Marsolais et

al., 2007), 以及作为信使分子的 lipochitooligosaccharidic Nod 因子的修饰(Gressent et al., 2004)。这些反应一般是由硫转移酶来完成的,拟南芥基因组中有一个由10多个成员构成的硫转移酶基因家族(Klein and Papenbrock, 2004), 并且许多硫化修饰后的化合物(O-sulfonated compounds)可能扮演了信使分子的功能,而这方面的相关研究很少。

辅酶 A 与含硫维生素的合成 Coenzyme A (CoA) 的合成也是以 Cys 为前体, CoA 是合成 acetyl-CoA的前体,而acetyl-CoA是脂肪酸合成的底物。CoA 也是合成含硫维生素的前体。

植物硫营养代谢可能是最复杂的营养代谢,还存在尚未发现的代谢旁路,随着研究的深入,相信会有更多新发现的报道。

1.3 硫在植物体内的积累、贮存和再分配

硫在植物体内的积累主要以无机硫酸盐(SO_4^{2-})和有机还原硫的形式存在。一般认为, SO_4^{2-} 经过根系硫酸盐转运蛋白主动吸收进入植物体内,之后被运输到叶片(Yoshimoto et al., 2003; Kataoka et al., 2004a), 在叶绿体中被还原同化,过剩的 SO_4^{2-} 被分布在液泡膜上的硫酸盐转运蛋白运输到液泡中贮存(Kataoka et al., 2004), 当植物缺硫时被释放。但这些运输与贮存的机制尚不十分清楚,硫酸盐在植物体内积累的限度与有效的再分配,可能是硫高效利用的关键因素之一。

有机硫贮存形式主要包括 β - 硫代葡萄糖苷、谷胱甘肽和 S-methylMet (James et al., 1995; Bourgis et al., 1999)。当植物硫营养缺乏时,水解 β - 硫代葡萄糖苷的酶,如芥子酶在转录水平被上调,酶活性增加,从而释放贮存在 β - 硫代葡萄糖苷中的硫(Maruyama-Nakashita et al., 2003; Nikiforova et al., 2004)。种子中谷胱甘肽含量较高,在种子发育期间,一般认为谷胱甘肽被从叶片(source)运输到种子(sink),在这一过程中,GGT (γ -glutamyltranspetidase) 与OPT (oligopeptide transporter) 可能起到关键作用(Cagnac et al., 2004; Ohkama-Ohtsu et al., 2007b)。同时,被运输到种子的谷胱甘肽经过 β -glutamyl cycle 的降解,为种子蛋白

合成提供 Cys、Glu 和 Gly(Ohkama-Ohtsu et al., 2007)。几乎所有高等植物都含有 S-methylMet, 在小麦等植物中其含量甚至超过谷胱甘肽, 与谷胱甘肽一样, S-methylMet通过韧皮部被运输到种子, 然后被转换成种子贮存蛋白合成所需的Met (Bourgis et al., 1999; Lyi et al., 2007)。

不同的作物在不同的生长阶段及不同的部位中所需的硫的量各不相同。一般来说, 合成蛋白质量大的, 合成含硫氨基酸多的部位对于硫的需求量大。硫在植物体内的移动造成了硫的再分配, 但是, 通常硫在植物体内的流动性有限。所以, 当缺硫的时候, 首先会表现在幼叶等植物正在发育的器官上。在营养生长阶段, 植物中的硫主要流向正在发育中的叶片(Sunarpi and Anderson, 1996), 但是各种硫组分在新生的叶片和成熟叶片之间的比例各不相同, 在缺硫的条件下, 新生叶片中 SO_4^{2-} 的含量会大幅下降(Blake-Kalff et al., 1998)。在生殖生长阶段, 硫的积累主要是以谷胱甘肽的形式贮存在种子中, 叶片和其它部位的硫积累只是在保证了种子中足够的硫含量之后才进行的(Tabe and Droux, 2001)。此时, 如果硫供给不足, 种子中硫的来源就是根部的硫酸盐以及叶片中的谷胱甘肽, 如果缺硫状况持续, 产生的种子一般都缺乏含硫蛋白。

2 硫营养代谢在植物耐逆境胁迫中的重要功能

由于植物没有动物的运动能力, 为了生存, 植物在长期的进化过程中形成了一整套抵御干旱、寒冷和病虫害等逆境胁迫的机制, 植物硫元素的已知功能里有很大一部分都和植物的抗逆境胁迫相关(Leustek et al., 2000; Cobbett and Goldsbrough, 2002; Rausch and Wachter, 2005)。与抗逆相关的含硫代谢物在植物逆境生存上起着极其重要的作用, 包括游离态的 S_0 、 H_2S 、GSH、PCs 以及一系列次级代谢物和富含硫的蛋白, 它们通过硫代谢通路的各个环节协调和促进植物在逆境胁迫下的生存能力(Jost et al., 2005)。谷胱甘肽在植物对生物及非生物胁迫的耐受性中具有重要作用

(Foyer et al., 2001; Cobbett and Goldsbrough, 2002; Rausch and Wachter, 2005)。

2.1 硫营养在抗氧化胁迫中的作用

植物常常遇到生物和非生物胁迫, 这将导致各种活性氧(ROS)、氮(RNS/RNOS)和硫衍生物(RSS)的产生。ROS、RNS/RNOS 和 RSS 将导致细胞膜、DNA 以及蛋白质的损伤, 进而引起代谢紊乱, 造成氧化胁迫。氧化胁迫几乎是所有环境胁迫所共有的次生胁迫, 细胞内ROS水平的失衡可以开启胁迫信号转导通路, 激活植物的防卫机制(Wagner et al., 2002; Foster et al., 2003; Wood et al., 2003)。植物细胞可以通过一系列酶(如过氧化氢酶、超氧化物歧化酶等)清除 ROS。而谷胱甘肽作为首要的氧化还原缓冲物, 是细胞内首要的解毒物质; GSH 的合成、降解以及从 GSSG 到还原态 GSH 的转换被视为GSH的动态平衡, GSH在细胞器间的转运对于细胞的存亡至关重要。植物利用GSH 过氧化氢酶(Rouhier and Jacquot, 2005; 苗雨晨等, 2005; Iqbal et al., 2006; Miao et al., 2006)、谷胱甘肽还原酶、谷氧还蛋白以及其它 GSH 依赖性氧化还原作用对有害物质进行清除, 植物抗坏血酸过氧化氢酶利用GSH 与抗坏血酸耦联的电子传递是清除 H_2O_2 的重要途径(Noctor and Foyer, 1998), 因此维持植物GSH的动态平衡是必需的(Heiss et al., 1999; Noctor et al., 2002)。

因为氧化胁迫几乎是所有环境胁迫所共有的次生胁迫, 增强植物耐氧化胁迫, 也会增强植物耐环境胁迫的能力。因此, 植物硫营养对于增强植物对环境胁迫的耐受性至关重要, 硫诱导的逆境耐受(sulphur induced resistance)已经被很多研究者提出并且得到认可(Bloem et al., 2004; Jost et al., 2005; Karageuzyan, 2005; Rausch and Wachter, 2005)。

2.2 硫营养在清除重金属毒害中的作用

重金属污染的环境问题日趋严重, 当植物暴露在重金属浓度较高的环境中时, 会因为重金属的毒害使其生长受抑制, 甚至影响其生存。一般植物对于重金属都有一定的耐受性, 同时还有一些植物可以吸收并积聚有毒的重

金属离子, 并通过PCs和金属硫蛋白(MTs)来清除重金属离子的毒性, 有些种类的植物甚至可以在其根部积累相当于其根部干重 3% 的重金属(Wu and Zhang, 2003)。PCs 和 MTs 都富含 Cys, 但 PCs 是通过 PC 合成酶(PCS)以GSH为底物合成的, 而MTs是直接由基因编码合成的蛋白(Howden et al., 1995; Cobbett and Goldsbrough, 2002; Astolfi et al., 2004; Herbette et al., 2006)。

PCs的基本结构是 $(\gamma\text{-Glu-Cys})_n\text{-Gly}$ ($n=2-11$), PCs 可以与重金属形成螯合物, 然后被液泡膜上的一类ABC转运子转运到液泡内隔离, 使细胞免受重金属毒害 (Kim et al., 2006)。研究表明, 无论是过量表达 PC 合成酶 (Konishi et al., 2006; Loscos et al., 2006; Pomponi et al., 2006), 还是过量表达GSH合成的第一步关键酶 $\gamma\text{-ECS}$ 都会提高植株对重金属Cd的耐受性(Zhu et al., 1999; Parisy et al., 2007)。但也有过量表达 PCS 造成转化体对重金属更加敏感的报道 (Lee et al., 2003)。PCS 与 *GSH1* 缺失突变体或沉默转化体都表现出对重金属超敏感的表现型 (Howden et al., 1995; Cobbett et al., 1998; Xiang et al., 2001; Cobbett and Goldsbrough, 2002), 证明PCs是植物清除重金属毒害的主要方式。但在某些植物中, 重金属清除的主要方式并不是 PCs, 而是 GSH。水稻耐铝毒的机制似乎也与 GSH 直接相关 (Yang et al., 2007)。

PCs的合成同植物体内硫的吸收利用有着直接的关系 (Nocito et al., 2006)。有实验证明(Heiss et al., 1999)在重金属Cd胁迫下, 植物体内的ATS和APR在根部和叶子中的表达大幅提高, 同时在叶片中低亲和力硫酸盐转运子(low-affinity sulfate transporter)的活力显著下降。另一方面, 过量表达*GSH1*的植物对于重金属 Cd^{2+} 的耐受力显著提高。还有研究显示在重金属胁迫的情况下, 拟南芥幼芽中Cys和OAS的含量上升, 同时SAT和GSH还原酶的活性显著升高(Li et al., 2005), 这些都与植株中GSH的合成密切相关。植株一旦受到重金属胁迫, GSH和PCs的含量无论是在硫供给充足或者不足的情况下都会明显上升(Xiang and Oliver, 1998; Xiang et al., 2001; Astolfi et al., 2004)。

GSH的生物合成对于重金属的耐受在酵母中也得到证明。当酵母暴露在 Cd^{2+} 的环境中时, 细胞中绝大部分吸收的硫酸盐都被用于合成GSH, 以积聚更多的GSH抵抗重金属的毒害(Fauchon et al., 2002)。将拟南芥PCS基因转入斑马鱼的早期胚胎细胞中, 实验结果显示, 随着胚胎的成长, 胚胎中开始表现出异种生物PCS所转化得来的PC合成酶活性, 同时转化体的胚胎细胞较正常胚胎细胞显示出对重金属毒素镉更强的耐受性, 甚至在成体细胞中, PC 合成酶仍然发挥着作用 (Konishi et al., 2006)。

通过基因芯片方法检测发现, 拟南芥基因组的多数基因对重金属胁迫都有响应, 其中很显著的一个响应就是, 植物根部硫同化以及与谷胱甘肽代谢相关的基因表达被上调。更进一步的HPLC分析也显示随着胁迫时间的增加, 谷胱甘肽含量的下降会伴随着PCs含量的上升。而这些结果都显示了在重金属镉的胁迫下, 植物中硫同化能力会增加, 从而提供给植物体足够的GSH作为PCs合成的前体, 以抵御重金属对植物的毒害(Chiang et al., 2006; Herbette et al., 2006)。

富含Cys的金属硫蛋白(MTs)也是重要的重金属螯合物, 动物中MTs能保护机体免受Cd的毒害, 但是在植物中, 重金属的清除主要由PCs与GSH等的thiols完成。MTs在植物中的功能可能是保持植物所需微量元素的贮存与动态平衡, 以及叶片季节性脱落前的营养大转移(Bhalerao et al., 2003)。

2.3 硫营养对植物抗病虫害的影响

硫营养对植物抗病虫害的作用一直被忽视, 特别是抗病的作用。近年来的研究表明, 硫营养与植物抗病虫害能力紧密相关。从现有的报道来看, 硫营养对植物抗病虫的影响主要是通过 β -硫代葡萄糖苷的降解产物与谷胱甘肽等代谢产物来实现的。

160年来英国所发生的2种由真菌引起的小麦病害与大气中 SO_2 含量的变化有着密切关系(Bearchell et al., 2005)。随着大气中 SO_2 含量的降低, 硫缺乏已经成为影响欧洲农业产量的越来越重要的问题。随着植物所能利用的硫浓度的降低, 植物对于真菌类病害的抗

性就会越来越差。虽然, 这项研究的结果不能直接说明植物抗病害的作用机制, 但却与硫营养直接相关。

关于 G S H 在抗病中的作用已经有一些报道。GSH1即 γ -ECS, 是硫代谢过程中合成GSH的重要限速酶, 研究发现*GSH1*的突变体*cad2-1*虽然只含有相当于野生型 30% 的谷胱甘肽含量, 但是其对真菌与 *P. syringae* 的侵染并没有显示出相对于野生型更敏感的表现。*cad2-1* 和 *rax1-1* 对于 *P. syringae* 的侵染却比较敏感(Ball et al., 2004)。拟南芥突变体 *pad2* 是一个 phytoalexin 缺失突变体, 其对病菌敏感, 图位克隆 *pad2* 发现其编码基因就是 *GSH1*。突变体表型是因为该基因编码区内发生突变所致, 其谷胱甘肽含量仅为野生型的22%, 致使抗病性下降, 对于病菌侵染的敏感性上升(Roetschi et al., 2001; Parisy et al., 2007)。这些研究结果证明, 谷胱甘肽在植物抗病上起着重要的作用。

对于S-nitrosothiols(SNO)的研究显示, S-nitroso-glutathione (GSNO)是具有还原三态形式的SNO, 敲除拟南芥中合成GSNO的*AtGSNOR1*基因, 无论是植物的普遍抗性还是Nonhost disease resistance(NHR)都降低了。这也说明SNO与植物抗病相关, 同时这个突变体中的水杨酸(SA)信号通路也发生了变化(Feechan et al., 2005)。

在油菜生长的过程中, 硫缺乏会大大地降低其对于包括真菌和霉菌等一系列病菌的抵抗力, 同时这些缺乏硫营养的植株中的 β -硫代葡萄糖苷含量会大幅下降。这证明了缺乏硫会造成油菜抗病性的减弱, 也说明植物的抗病性和 β -硫代葡萄糖苷有关(Mithen, 1992; Mauch, 2005)。并且, 真菌及病虫害等对植物的侵害会激活植物体内一系列耐逆物质包括 β -硫代葡萄糖苷的生成。但是, 对于植物的抗病性, 到底是植物对于病原菌的抵抗力增强, 还是 β -硫代葡萄糖苷对病菌的毒理作用更为重要, 还需要进一步的研究证实(John and Morrisseg, 1999)。另一方面, 在土壤里施用硫肥, 尤其是在喷洒杀真菌剂的同时施用硫肥, 会明显增加作物的产量, 这也从另一个角度说明了硫肥对于植物增强抗病性的作用(Sutherland, 2004)。在番茄对于真菌类病原体的耐受研究中, 也有关于硫以及硫醇起作用的报道

(Linkohr et al., 2002)。

硫营养对植物抗虫的影响主要是通过芥子酶水解 β -硫代葡萄糖苷的降解产物所产生的气味达到驱避害虫的目的(Agerbirk et al., 2003; Clauss et al., 2006), 芥子酶受修饰因子的影响而产生不同比例的水解产物(Zhang et al., 2006)。芥子酶受JA的强烈诱导表达, 昆虫啃食植物时, 激活JA的合成, 因而也诱导了芥子酶的表达。由此可见, 在植物与昆虫的共进化中, 植物已经形成一套对付昆虫的防卫系统(Cipollini et al., 2003)。

2.4 硫营养在有机毒物清除及代谢产物转运中的作用

植物对有机污染物清除的第一步就是GSTs所催化的反应, GSH是这类酶反应的底物。有机污染脱毒(如除草剂)的第一步就是由GSTs所催化的标记反应, 即让有机毒物贴上谷胱甘肽的标签, 同时也使有机毒物的水溶性增强, 以便随后的脱毒反应和运输, 最终将有机毒物运送至液泡内隔离, 使细胞免受毒害(Marrs, 1996; Rausch and Wachter, 2005)。

同样, GSTs也参与植物自身的一些代谢产物如花青素(anthocyanin)的转运, 花青素在液泡中积累, 而在被运送到液泡之前, 它必须与GSH以共价键方式结合, 以便液泡膜上的转运子识别, 最后运输到液泡中贮存(Marrs et al., 1995; Marrs and Walbot, 1997)。如果GSH水平降低到一定程度, 花青素在液泡中的积累将受影响(Xiang et al., 2001)。

3 硫营养代谢的调控

植物硫营养中一个非常重要的调控现象就是需求所驱动的(demand-driven)硫营养吸收转运及同化代谢, 这个现象是代谢、转录与翻译水平等多层面调控的综合体现。硫营养代谢的调控十分严密, 而且与其它营养代谢相协调, 并与植物激素信息交流(crosstalks)及硫营养信号转导交织在一起, 成为一个非常复杂的调控网络。目前对这个网络的认知才刚刚开始。

3.1 代谢水平的调控

代谢水平的调控, 自始至终都体现了植物硫营养代谢的需求驱动特点。当植物处于需求状态且土壤环境中硫营养供给源不足时, 就会上调硫营养吸收转运与同化代谢的一整条作业线(pipeline), 一旦体内的硫营养水平达到充足时, 就会下调这条作业线。调控这条作业线的关键物质除硫营养水平本身之外, 研究报道最多且认知也比较深的是 OAS、Cys 和 GSH。OAS 不但是这条作业线中的正调控因子, 也是 S 与 N 营养之间协调的关键所在, 而 Cys 和 GSH 则扮演负调控因子的角色, 反馈抑制这条作业线。已知这些代谢调控因子的主要作用点是 Cys 合成酶, 即 SAT/OASTL 复合体(Wirtz and Droux, 2005; Wirtz and Hell, 2006)和 γ -ECS (Xiang and Bertrand, 2000)。

在细菌中, Cys/OAS 的比例在硫代谢途径中是最重要的因素, 当 Cys 的含量很高时, SAT 的活性就会被反馈性的抑制, 而低含量的 Cys 则会导致 OAS 的增加, 从而上调硫吸收转运和同化代谢途径中一些基因的表达, 以保持 N 与 S 水平的平衡 (Ho and Saito, 2001; Maruyama-Nakashita et al., 2004c)。在植物中, 半胱氨酸的合成与细菌相似, 该合成途径和整个植物体内硫的吸收、OAS 的累积及半胱氨酸的消耗都有着紧密的联系(Jost et al., 2005)。有研究报道, 植物组织中半胱氨酸的含量对于 SAT 的活性有着反馈抑制的作用 (Noji and Saito, 2002; Jost et al., 2005)。在谷胱甘肽合成中, 当 GSH 达到一个高水平时, 就反馈抑制 γ -ECS 的活性, 降低 Cys 进入 GSH 的通量, 而且还输送一个长距离信号, 降低或抑制根系对硫营养的吸收转运 (Lapartient et al., 1999)。

已经有研究证明硫酸盐的吸收利用和氮的利用之间存在相互协调的作用。APR、SIR、OASTL 和 SAT 的表达都在不同程度上受到生长环境中氮以及 OAS 含量的影响。同时, 半胱氨酸和谷胱甘肽等硫醇类化合物的示踪实验证明, 硫吸收的过程受到硫含量的控制性调节(Vauclare et al., 2002)。这些结论都表明, Cys 和 GSH 与 OAS 的比例在植物细胞硫同化中起到了一个双向调节器的作用。另外, 一些关于植物重金属以及过氧

化氢的毒性实验表明, 随着毒性物质的增加, 植物对于 GSH 的需求量也显著增加, 这些都证明半胱氨酸和谷胱甘肽相关基因的表达在植物硫代谢网络中有着及其重要的地位(Howarth et al., 2003)。

植物硫代谢网络在植物细胞内受多基因和多通路的调节。利用 DNA microarray 与代谢物定量的分析方法 (Nikiforova et al., 2003; Hirai and Saito, 2004), 得出了一系列结果: 在短时间的硫缺乏情况下, 谷胱甘肽的含量下降, OAS 的含量上升, 半胱氨酸的含量没有变化, 同时高亲和力和硫转运子家族和 APR 基因家族的表达量无论是在叶子还是在根中都有显著的上调。另一方面, 长时间的硫缺乏, 会严重影响半胱氨酸的含量, 同时伴随着 ATPS、SAT 和 OASTL 的表达下调。这些都和之前的假说有着比较大的不同。但是甲硫氨酸和谷胱甘肽合成酶并不会受到低硫胁迫的诱导, 说明植物体内的细胞代谢调节呈现非常复杂且时空交互的网状调节机制。

研究表明 OAS 是半胱氨酸合成中的一个限速因子, 通过实验已经分离得到了 Cys 敏感以及不敏感的 SAT cDNA, 并且得出结果, 随着 SAT 活性的增强, 会导致半胱氨酸和谷胱甘肽的含量在野生型植株里上升, 而过量表达 SAT 基因的转化体植株, 对于非生物胁迫都有着较高的耐受性(Urano et al., 2000)。

3.2 转录水平的调控

有关转录水平调控的研究报道较多, 主要集中在硫酸盐转运子家族与硫营养同化代谢作业线基因对低硫胁迫的响应。研究表明硫代谢途径在转录水平上有着重要的调控机制, 对一些基因启动子区域潜在的硫响应元件 (sulfur-response element, SURE) 也陆续有了相关的报道。大豆 β -conglycinin 启动子含有缺硫应答转录因子 SEF3 和 SEF4 的结合位点, 这段 235 bp 的 DNA 片段是硫响应区域(Awazu-hara et al., 2002); *Citrullus vulgaris* 的 SAT 启动子也含有 2 个 SEF4 结合位点(Saito et al., 1997)。NIT3 基因(NITRILASE3)同样含有一段 317 bp 的硫调节区域; *SULTR1;1* 启动子中含有 SURE 的核心区域: GAGACA, 这段 5 bp 的核心区域同样存在于 *SULTR2;1*、*SULTR4;2*、APR3 和 NADPH 氧化

还原酶基因的启动子中(Maruyama-Nakashita et al., 2005)。SURE 和 SEF 元件也同样存在于硫响应基因 At5g48850 的启动子中。另一方面, SLIM1 则是硫代谢相关的转录因子, 但是转录因子和顺式作用元件之间的对应关系还有待进一步研究(Maruyama-Nakashita et al., 2006)。

基因芯片技术的应用, 使分析整基因组对不同硫营养水平的响应成为可能(Hirai et al., 2003; Maruyama-Nakashita et al., 2003; Nikiforova et al., 2004; Higashi et al., 2006), 转录组对应代谢组的分析更有助于基因与基因、代谢物与基因之间网络的建立(Hirai et al., 2005)。通过聚类分析, 可在整基因组水平找出相似的受硫营养调控的靶基因集, 为进一步深入分析代谢中转录水平的调控, 以及基因之间的关联提供依据。随着系统生物学与计算生物学的迅猛发展, 转录组这一分析手段将会发挥更大的作用。

miRNA 对硫同化也起到重要的调节作用, miR395 调控的靶基因包括 *APS1*、*APS3*、*APS4* 和一个硫酸盐转运子基因。低硫胁迫初期, *APS* 表达受诱导上调(Ravina et al., 2002; Hirai and Saito, 2004), 而 Jones-Rhoades 的研究表明低硫胁迫 2 周时, miR395 上调而 *APS* 表达下调(Jones-Rhoades and Bartel, 2004)。由此可见, 在胁迫的不同时期, miR395 调控 *APS* 基因的表达水平有明显的变化。

Met 合成中也存在转录后水平的调控, Chiba 等曾报道, 胱硫醚 γ - 合成酶(cystathionine γ -synthase) mRNA 的稳定性受其翻译产物胱硫醚 γ -合成酶调控。甲硫氨酸或其代谢产物存在时, 能够激活胱硫醚 γ -合成酶基因第 1 个外显子编码的氨基酸序列与其本身顺式结合, 使 mRNA 稳定性随之降低(Chiba et al., 1999), 从而影响胱硫醚 γ -合成酶的合成, 也就是说, 代谢产物甲硫氨酸能够调控其自身合成。

3.3 翻译与翻译后水平的调控

植物硫营养代谢中有关翻译水平调控的报道极少, 仅在 GSH 的合成中有报道。作为谷胱甘肽生物合成第 1 步反应的关键酶, γ -ECS 的表达受转录、翻译和翻译后水

平的多层面调控, 从而使植物体在对各种环境胁迫的响应过程中, 能够调控抗氧化物 GSH 的生物合成。我们的研究发现, 一种蛋白复合体通过与 *GSH1* mRNA 5' 非编码区特异结合, 可以阻止 *GSH1* mRNA 的翻译。同时, 蛋白因子与 *GSH1* mRNA 的结合受胞内还原态谷胱甘肽与其氧化态的比例的调控。在植物应答氧化胁迫的过程中, 这一氧化敏感型调控可能正是翻译水平上 GSH 自我调节合成的开关。GSH 通过调控 γ -ECS 蛋白的表达, 调节自身合成(Xiang and Oliver, 1998, 2002; Xiang and Bertrand, 2000)。

硫转运因子同样存在翻译后水平的调节, 其羧基端包含一个 STAS 结构域(Aravind and Koonin, 2000; Shibagaki et al., 2002; Rouached et al., 2005), 该区域具有磷酸化位点, 可能参与蛋白之间的相互作用, 这一区段的缺失和突变导致硫转运蛋白无法定位于质膜。Kataoka 等(2004)已经指出, 硫转运蛋白可以通过蛋白间相互作用形成多聚体。另外, 翻译后水平调控还见于 ATP 硫酸化酶和 Cys 合成酶, ATP 硫酸化酶存在蛋白间相互作用从而进行相互调节(Logan et al., 1996; Hatzfeld et al., 1998)。Cys 合成酶也通过复合体的聚合与解离来调控 SAT 酶活(Berkowitz et al., 2002; Wirtz and Hell, 2006)。

4 硫营养信号转导

对硫营养信号转导的研究目前还十分薄弱, 是一个特别需要加强的研究领域。我们对植物如何感应硫营养的原初信号还几乎一无所知(Schachtman and Shin, 2007), 虽然硫酸盐转运子被推测有可能是硫营养信号的感应子(sensor), 但目前还未见报道。

对硫信号转导中的一些组成部分已经有报道, 拟南芥从土壤中吸收硫酸盐主要通过 2 个高亲和性的硫转运子 *Sultr1;1* 和 *Sultr1;2* 完成。低硫条件下, *Sultr1;1* 和 *Sultr1;2* 的转录水平上调以确保植物吸收足够的硫酸盐(Yoshimoto et al., 2002)。对 *Sultr1;1* 的启动子研究表明, 其启动子区域含有 1 个低硫响应的顺式作用元件, 这个包含 16 个碱基的硫响应元件包含 1 个生长素响应因

子(auxin response factor, ARF)的结合序列(GAGACA), 碱基替代实验表明, 该序列中的GAGAC在低硫响应过程中起着关键作用(Maruyama-Nakashita et al., 2005)。此外, *Sultr1;1* 在低硫条件下被诱导的过程可被放线菌素D(actinomycin D)和2种蛋白磷酸酶抑制剂(calyculin A 和 okadaic acid)阻断, 这意味着低硫条件下*sultr1;1*受到包括转录水平和蛋白磷酸化在内的多水平的调控(Maruyama-Nakashita et al., 2004)。

利用*Sultr1;2*的启动子序列携带报告基因绿色荧光蛋白可以直观地显示 *Sultr1;2* 转录水平的变化。利用该转基因植物作为背景已揭示了植物激素参与低硫响应通路的调节作用, 并进一步筛选得到参与低硫调节的转录因子。外源添加一种人工合成的细胞分裂素苄基腺嘌呤能够显著降低 *Sultr1;2* 对于低硫胁迫的响应。细胞分裂素在植物体内的聚集会降低*Sultr1;1*和*Sultr1;2*的转录水平, 从而减少硫酸盐在植物体内的聚集。对于缺失突变体*cre1-1*的进一步研究显示, 细胞分裂素是通过已知的*CRE1/WOL/AHK4*通路负调控这2个硫转运子的(Maruyama-Nakashita et al., 2004b)。

另外, 一个已知的 *EIL* (*ETHYLENE-INSENSITIVE3-LIKE*)家族的转录因子*EIL3*被证明参与了多个拟南芥硫转运子在低硫条件下的调控过程, 并被重新命名为 *SLIM1* (*sulfur limitation1*)。 *SLIM1* 的缺失导致 *sultr1;2* 不再受低硫诱导。虽然与乙烯调控元件 *EIN3* 具有很高的同源性, 但并无证据显示*EIL3*参与乙烯信号转导。而*EIL*家族的其它成员在低硫信号传递过程中均不起作用。除*Sultr1;2*外, *Sultr1;1*、*Sultr3;4*和*Sultr4;2*等多个硫转运子以及至少一个芥子酶基因均受*SLIM1*调控, 由于芥子酶的作用是降解 β -硫代葡萄糖苷并释放出生物活性物质和硫供植物循环利用, 这表明*SLIM1*很可能通过调节多个家族的硫代谢相关基因来应对环境中缺硫对植物的影响(Maruyama-Nakashita et al., 2006)。

虽然已知OAS和GSH对代谢的正负调控以及GSH在器官之间的长距离信号传递, 但两者在转录水平上如何行使其调控功能仍然未知。在 *Sultr1;2-GFP* 遗传背景下的大规模突变体筛选, 将是完全解析硫营养信号转

导途径的基础(Maruyama-Nakashita et al., 2004, 2006)。

5 硫营养代谢与植物激素

前文已述硫营养对植物激素(乙烯、ABA 和芸苔素类脂)合成或修饰的影响。反之, 植物激素对硫营养吸收、转运和同化代谢也有调节作用。就细胞分裂素而言, 低硫诱导上调的*APR1*表达同时也受到细胞分裂素诱导上调(Setya et al., 1996; Ohkama et al., 2002); *SULTR1;2* 受细胞分裂素诱导表达下调, 植物体通过 *CRE1* 感知细胞分裂素进而调节硫转运子的表达(Maruyama-Nakashita et al., 2004b)。

生长素同样参与低硫信号途径, 其诱导基因(*IAA18*, At1g51950, At5g38530, At2g33830)表达受低硫诱导上调(Nikiforova et al., 2003; Hirai and Saito, 2004); 编码腈水解酶(催化吲哚-3-乙腈转化为IAA) 的 *NIT3*, 也受低硫诱导表达上调, 其结果是上调根系中的IAA水平, 进而促进侧根的发生, 增大对硫营养的吸收(Kutz et al., 2002; Maruyama-Nakashita et al., 2004c; Lopez-Bucio et al., 2005)。

JA的合成通路与抗坏血酸和谷胱甘肽代谢通路相互联系(Sasaki-Sekimoto et al., 2005), 参与其合成的酶类也受低硫诱导上调(Hirai et al., 2003; Jost et al., 2005)。同样JA也对硫同化和GSH合成的相关酶类有上调表达的作用 (Xiang and Oliver, 1998, 2002), MeJA可以上调 *SAT* 和 *APR* 的表达(Jost et al., 2005)。

硫营养和激素之间的信息交流与植物根系发育及对环境胁迫的响应等交织在一起, 是植物对营养和其它环境胁迫适应所作出的自我调节反应。因此, 硫营养与激素之间的信息交流构成了一个复杂的动态时空调控网络。这是一个富有挑战性的研究领域, 随着研究的不断深化, 更多新发现将诞生在这一领域。

6 硫对于植物根系构型的影响

植物根系构型的改变是植物适应环境变化的生存基础

(McIntyre, 2001)。氮、磷、硫以及其它离子浓度的变化都是造成植物主根长度、主侧根比例、根毛发育等方面变化的诱因(Potters et al., 2007)。植物的根系构型除了受到营养的调控,同时会被植物激素调控,表明营养和激素对于根系构型的影响具有相互协调的作用(Lopez-Bucio et al., 2003)。

有研究报道,氮和磷含量的变化会造成植物侧根构型和长度的变化(Zhang and Forde, 1998; Linkohr et al., 2002)。而当植物受到低硫胁迫时,正常情况下,与根尖具有一定距离的根毛区就会发生下移,靠近根尖,同时增加根毛密度(Lopez-Bucio et al., 2003)。另一方面,也有研究证明低硫胁迫会抑制侧根的发生,但是这种抑制受到生长素的调节(Dan et al., 2007)。在低硫胁迫的情况下,过量表达*NIT3*会使根系更发达,而且由于NIT3可以催化植物激素吲哚乙酸(IAA)的生成,低硫胁迫也会造成生长素表达的上调,所以*NIT3*突变体的表型可能就是由于激素和低硫胁迫的共同作用造成的(Kutz et al., 2002)。

ABA参与侧根发生的调控(de Smet et al., 2003),并可降低高NO₃浓度对侧根的抑制作用(Signora et al., 2001)。ABA是否也参与了硫营养调控的根系发育还未见报道,这是一个值得探索的问题。

7 硫营养代谢和其它营养代谢途径的相互协调

植物的生长需要 N、P、K、S 以及各种微量元素,植物体已经进化出一系列机制来协调各种营养元素的吸收运输和同化代谢,以满足植物生长的需求。早在 1980 年,Reuveny发现在合适的氮源供给条件下,硫的缺乏仍然会导致培养细胞中 NR 的酶学活性(Reuveny et al., 1980)。在硫缺乏的早期,蛋白的合成和根系的生长没有受到抑制, Gln 和 Asn 这类运输性氨基酸已经在大豆根系中累积,同时硫的缺乏也使硝酸盐的吸收和从根系到叶片的运输受到明显的抑制。随着硫元素的持续匮乏,蛋白合成也将受到明显的抑制(Karmoker et al., 1991)。对菠菜的研究发现,硫的匮乏将导致幼叶中NR

的活性降低,而硝酸盐、Arg 和 Glu 含量增加;在老叶中这一变化较为缓慢;当光照受限时,上述变化不会发生(Prosser et al., 2001)。长期处于低硫环境下的烟草,硝酸盐的含量在叶片中呈现先升高后降低的趋势。质体谷酰胺合成酶和线粒体ATP合成酶β亚基的转录水平维持不变,在它们的作用下将还原态的氮以 Arg、Asp 和 Glu 的形式贮存起来,同时 Arg、Asp 和 Glu 也是下调NR转录水平和NR酶活的一个可能途径,从而负调节氮的还原途径,以维持正常的氮硫比例(Migge et al., 2000)。

同时,氮代谢途径对硫代谢途径也是有反馈作用的。在氮源充足的环境下, 8 μL·L⁻¹的氨气将导致芸苔体内硫吸收速率和硫含量的降低(Castro et al., 2006)。氮代谢途径还在转录水平上对硫酸盐还原途径起到调节作用,无氮培养72小时的拟南芥中,APR活性在根和叶中分别下降到原来的 50% 和 70%,而 Cys 和 Glu 含量不受影响。外源添加 NO₃、NH₄、Gln 或者 OAS 可以恢复根系的 APR 活性(Koprivova et al., 2000)。

多年来对种子贮藏蛋白的研究也表明植物体的氮硫代谢是相互协调的。种子贮藏蛋白的种类是由基因决定的,同时又受到营养环境氮硫比例的调节。从某种意义上讲,种子代表了不同硫供给条件下维持氮元素动态平衡的能力。在氮供给充足的条件下,不同的硫供给决定了富硫贮藏蛋白和低硫贮藏蛋白的丰度。β-conglycinin β亚基的编码基因受低硫诱导上调,低氮诱导下调(Kim et al., 1999)。高氮硫比例条件下,β-conglycinin 含量增加,而 *BBI* 基因的表达(*BBI* 编码一种富含Cys的蛋白质)受到抑制,富硫蛋白大豆球蛋白含量降低。因而施加氮可以提高大豆的蛋白质含量,却明显降低了含硫氨基酸的百分比(Krishnan et al., 2000)。

拟南芥中合成 OAS 和 Cys 的前体 serine 和 glutamate在高氮低硫的条件下含量可达到最高,这一趋势和β-conglycinin β亚基的变化趋势相同 (Kim et al., 1999; Tabe and Droux, 2002; Chiaiese et al., 2004)。OAS不但可以调节Cys合成酶复合体的酶学活性,还可以作为信号分子调节植株氮硫同化的相对平衡。外源添加OAS使得大豆根系硫转运子和拟南芥硫同化酶类

的表达增加。低硫条件培育的大豆子叶OAS含量增加,且低硫蛋白 β -conglycinin比例增加;对充足硫环境中的大豆供给OAS可以导致低硫胁迫下的一系列变化(Kim et al., 1999)。

除上述Cys合成是氮与硫协调的交点外,调控硫与氮营养协调的另外一个交点是Met的合成,即通过Met和SAM来调控threonine synthase (TS)和cystathionine gamma-synthase (CgS)对O-phosphohomoserine (OPHS)的争夺,从而达到对氮源(OPHS) 的分配。当Met 积累水平高时,就会反馈抑制CgS 基因的表达,当SAM 积累水平高时,就激活TS 活性,使OPHS 流向threonine 的合成(Hesse et al., 2004)。

硫与氮营养的协调调控还可能存在于GSH的合成中,GSH的合成底物是Cys(硫源)与glutamate(氮源),氮与硫在GSH合成中的协调似乎合情合理,但目前尚无实验证据。如果GSH合成中存在3个氮-硫协调交点,那么应该就是硫营养代谢中的3个关键代谢产物的合成。

Hesse对硫代谢和碳代谢途径的研究表明,APR也受到碳代谢的调节,外源添加葡萄糖可以使其表达上调。另一方面,外源提供碳源可以恢复氮缺乏所导致的APR表达下调的现象(Hesse et al., 2003)。Cys的合成过程将氮、硫和碳的同化途径连接起来。无CO₂环境下的*Lemna minor*,其APR和NR活性以及mRNA水平降低,同时硫酸盐的吸收和同化都受到抑制。瞬时补给蔗糖或者葡萄糖可以恢复APR和NR的酶活性,但是不能使APR和NR的mRNA水平恢复正常。而如果对无CO₂环境下的*Lemna minor*补给OAS,只能恢复APR活性以及其mRNA水平(Vauclare et al., 2002)。

硫和磷代谢途径也是相互协调的,低磷环境下,硫酸盐转运子的表达上调,硫酸盐吸收的增加有利于sulfolipid的合成,sulfolipid可以在一定程度上代替磷脂(Misson et al., 2005)。小麦中SNF1 激酶受低氮、低磷和低硫诱导上调,磷酸化作用的加强对于植物更好地适应营养胁迫环境是很必要的(Sano and Youssefian, 1994)。

不同营养之间的协调是营养代谢中的重要研究内容,

对它们之间的信息交流及其对植物生长发育影响的认知,将直接为科学施肥提供理论依据和实用指南。但这方面的研究因为涉及复杂的系统问题,还非常欠缺。我们相信,随着功能基因组学和系统生物学等研究手段的兴起,势必为研究不同营养之间的协调注入活力,也只有应用这些超强研究手段,才有可能解析营养协调的分子机制。

8 硫营养高效利用

与其它植物营养高效利用一样,硫营养高效利用也是农业生产所期待的农艺性状,但遗憾的是,我们对硫营养高效利用还一无所知。认知硫营养高效利用,必须首先认知其遗传基础或其遗传决定因子。由于硫营养代谢的严格调控,特别是需求所驱动的硫营养吸收转运与同化代谢,可能是改良硫营养高效利用的“瓶颈”;如何使植物在低硫营养水平时,提高其吸收和利用效率,在高硫营养水平时继续吸收和体内贮存,并在缺硫时有效地释放,可能是硫营养高效利用的关键。

应用突变体来探索高等植物硫营养高效吸收利用的遗传决定因子是一条有效途径。因此,我们建立了一种拟南芥耐低硫营养胁迫的高通量筛选方法,并以此方法获得了几个耐低硫营养胁迫突变体(可能的硫营养高效利用突变体)。在低硫营养胁迫条件下,这些突变体都显示了发达的根系与叶片继续生长的表型,而野生型的生长则受到严重抑制。对这些突变体的解析和相关基因的克隆与功能验证,将为我们认知硫营养高效利用提供有益线索(未发表)。

据报道,小麦和油菜品种间存在硫营养吸收利用的差异(Zhao and Warrilow, 1996),利用这些农作物种质资源间的差异来定位克隆相关的基因,也是一条行之有效的方法。

9 缺硫对于作物的生长、产量及品质的影响

随着工业造成的大气污染逐年降低,很多地区特别是北

欧地区的土壤缺硫现象十分显著,已经给农业生产带来了很大的损失。缺硫植物生长尤其是营养生长会受阻,其表型在一定程度上和缺氮类似,具体表现为植株矮小,茎生长受到阻碍,分枝少,其幼嫩器官(例如新叶)黄化褪色,叶片直径小,很薄并且硬脆易折断。植物中,十字花科对于缺硫尤其敏感,豆科、棉花和烟草次之,禾本科对硫的需求量较小。低硫胁迫下的油菜,植物叶片含硫量降低,碳氮比例失衡,叶子里积累了更多的N,当含硫量小于 $4\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,氮/硫比大于 13:1 的时候就可以认为是缺硫,当然这种叶子积累氮的方式对于硫胁迫的应答也是植物缺硫的标志。

另外低硫胁迫不但会降低植物的光合作用速率,而且使植株中 ROS 的累积加快,从而产生氧化胁迫(Nikiforova et al., 2003; Hirai and Saito, 2004),低硫胁迫下植物的生长和光合作用都会减缓,细胞内的硫元素会被逐渐耗尽,同时磷酸盐、氮以及铵含量上升。Gilbert对于小麦的研究发现,缺硫使叶片气孔开度减小,羧化效率降低,RUBP酶活性下降,硝酸盐积累,影响了光合性能,最终使产量降低,籽粒的含硫蛋白量下降,含油量也随之降低。

Cys 和 Met 是合成蛋白质的必需氨基酸,充足的硫含量有利于富含 Cys 和 Met 的蛋白质含量提高,而缺硫的植物则会在籽粒中以非硫或者低硫蛋白的累积代替,在充足硫营养条件下含硫蛋白的累积,可以降低籽粒中的氮硫比例,也就提高了籽粒的营养价值(Tabe et al., 2002)。

谷物在生殖生长期,如果硫充足,籽粒中会积累含硫量高的醇溶谷蛋白(prolamin)(Mullins and Hilu, 2004);如果缺硫,除了影响谷物的产量,还会使谷物在籽粒中累积低硫含量的蛋白质,如 ω -麦醇溶蛋白、麦谷蛋白,来替代富含硫的蛋白质。含硫蛋白 Cys 中的二硫键(-S-S-)对面筋的弹力至关重要,研究表明,缺乏含硫蛋白的小麦籽粒硬度大,不容易粉碎,面团的抗拉伸力弱,延展性差,难以成型,会影响面包的烘烤品质(Miyake et al., 1999)。

也有实验通过转移富含硫的向日葵种子蛋白基因进

入谷物,以增加谷物中 Met 和 Cys 的含量,但是结果显示,谷物种子中含硫氨基酸的含量并没有发生明显变化(Molvig et al., 1997)。这一点在羽扇豆(lupin)的转基因实验中也得到了证明(Tabe and Droux, 2002)。转入了表达富含 Met 和 Cys 的蛋白的外来基因后,植物中游离的 Met 和 Cys 以及 GSH 的含量就明显降低,这也说明了植物种子贮藏蛋白的积累与土壤硫营养的供给以及贮藏蛋白基因间的相互平衡密切相关(Tabe and Droux, 2002)。

豆类在缺乏硫营养的条件下结出的果实营养失衡。大豆在缺硫的条件下,种子中富含含硫氨基酸的大豆球蛋白的积累明显下降,取而代之的是缺乏含硫氨基酸的 β -conglycinin 大豆球蛋白。而硫营养充足的情况下,大豆种子的蛋白贮存倾向于大豆球蛋白,此时 β -conglycinin 大豆球蛋白受到 Met 的负调控,并且这种调控还与其它调控途径共同起作用(Ohkama et al., 2002)。

10 前景展望

本文主要综述了硫营养的吸收转运和同化代谢过程及其调控与功能,着重讨论了硫营养在植物的环境胁迫耐受性中的重要功能与对植物的生长发育、农作物产量和品质的影响。鉴于我国农业生产中土壤硫营养的现状,或早或迟会出现缺硫问题,希望尽早引起足够的重视。

硫营养可能是代谢最复杂、调控最严密、行使功能最多的营养元素,从代谢到功能都还有许多未解之谜以及一些长期悬而未决的重要生物学问题。植物硫营养也逐渐成为植物生物学研究的热点之一,特别是硫转运子各自在硫吸收转运中的特殊作用,硫营养代谢中的各种调控机制,硫营养信号转导,及其与激素之间的信息交流,与其它营养元素之间的协调,对根系构型的调控,以及硫营养高效利用等方面,都还需要更多的探索和深入的研究。

致谢 感谢严小龙、廖红、施为民和刘崇群教授提供相关资料与讨论。

参考文献

陈国安 (1994). 我国东北黑土地区农业中的硫素问题. 中国农学通报 10, 36-38.

邓纯章, 龙碧云 (1994). 我国南方部分地区农业中硫的状况及硫肥的效果. 土壤肥料 3, 25-28.

蒋高明, 耿龙年, 陈业材 (1995). 植物样品中碳、硫稳定同位素的测试. 植物学通报 12, 230-237.

廖红, 严小龙 (2003). 高级植物营养学. 北京: 科学出版社.

刘崇群 (1995a). 硫肥的重要性和我国对硫肥的需求趋势. 硫酸工业 5, 20-23.

刘崇群 (1995b). 中国南方土壤硫的状况和对硫肥的需求. 磷肥与复肥 10, 14-18.

刘崇群, 曹淑卿 (1990). 中国南方农业中的硫. 土壤学报 27, 398-404.

苗雨晨, 白玲, 苗琛, 陈珈, 宋纯鹏 (2005). 植物谷胱甘肽过氧化物酶研究进展. 植物学通报 22, 350-356.

沈世华, 朱至清 (1999). 新型植物生长调节物质——激素性多肽的研究进展. 植物学通报 16, 648-652.

Agerbirk N, Orgaard M, Nielsen JK (2003). Glucosinolates, flea beetle resistance, and leaf pubescence as taxonomic characters in the genus *Barbarea* (Brassicaceae). *Phytochemistry* 63, 69-80.

Agrawal AA, Kurashige NS (2003). A role for isothiocyanates in plant resistance against the specialist herbivore *Pieris rapae*. *J Chem Ecol* 29, 1403-1415.

Aravind L, Koonin EV (2000). The STAS domain — a link between anion transporters and antisigma-factor antagonists. *Curr Biol* 10, R53-R55.

Astolfi S, Zuchi S, Passera C (2004). Role of sulphur availability on cadmium-induced changes of nitrogen and sulphur metabolism in maize (*Zea mays* L.) leaves. *J Plant Physiol* 161, 795-802.

Bahyrycz A, Matsubayashi Y, Ogawa M, Sakagami Y, Konopinska D (2004). Plant peptide hormone phytosulfokine (PSK- α): synthesis of new analogues and their biological evaluation. *J Pept Sci* 10, 462-469.

Ball L, Accotto GP, Bechtold U, Creissen G, Funck D, Jimenez A, Kular B, Leyland N, Mejia-Carranza J, Reynolds H, Karpinski S, Mullineaux PM (2004). Evidence

for a direct link between glutathione biosynthesis and stress defense gene expression in Arabidopsis. *Plant Cell* 16, 2448-2462.

Bateman A, Birney E, Cerruti L, Durbin R, Etwiller L, Eddy SR, Griffiths-Jones S, Howe KL, Marshall M, Sonnhammer EL (2002). The Pfam protein families database. *Nucleic Acids Res* 30, 276-280.

Bearchell SJ, Fraaije BA, Shaw MW, Fitt BD (2005). Wheat archive links long-term fungal pathogen population dynamics to air pollution. *Proc Natl Acad Sci USA* 102, 5438-5442.

Beinert H (2000). A tribute to sulfur. *Eur J Biochem* 267, 5657-5664.

Berkowitz O, Wirtz M, Wolf A, Kuhlmann J, Hell R (2002). Use of biomolecular interaction analysis to elucidate the regulatory mechanism of the cysteine synthase complex from *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem* 277, 30629-30634.

Bhalerao R, Keskitalo J, Sterky F, Erlandsson R, Bjorkbacka H, Birve SJ, Karlsson J, Gardestrom P, Gustafsson P, Lundeborg J, Jansson S (2003). Gene expression in autumn leaves. *Plant Physiol* 131, 430-442.

Bick JA, Aslund F, Chen Y, Leustek T (1998). Glutaredoxin function for the carboxyl-terminal domain of the plant-type 5'-adenylylsulfate reductase. *Proc Natl Acad Sci USA* 95, 8404-8409.

Bick JA, Dennis JJ, Zylstra GJ, Nowack J, Leustek T (2000). Identification of a new class of 5'-adenylylsulfate (APS) reductases from sulfate-assimilating bacteria. *J Bacteriol* 182, 135-142.

Bick JA, Leustek T (1998). Plant sulfur metabolism—the reduction of sulfate to sulfite. *Curr Opin Plant Biol* 1, 240-244.

Blake-Kalff MM, Harrison KR, Hawkesford MJ, Zhao FJ, McGrath SP (1998). Distribution of sulfur within oilseed rape leaves in response to sulfur deficiency during vegetative growth. *Plant Physiol* 118, 1337-1344.

Bleecker AB, Kende H (2000). Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Annu Rev Cell Dev Biol* 16, 1-18.

Bloem E, Riemenschneider A, Volker J, Papenbrock J, Schmidt A, Salac I, Haneklaus S, Schnug E (2004). Sulphur supply and infection with *Pyrenopeziza brassicae* influ-

ence L-cysteine desulphydrase activity in *Brassica napus* L. *J Exp Bot* **55**, 2305-2312.

Bork C, Schwenn JD, Hell R (1998). Isolation and characterization of a gene for assimilatory sulfite reductase from *Arabidopsis thaliana*. *Gene* **212**, 147-153.

Bourgis F, Roje S, Nuccio ML, Fisher DB, Tarczynski MC, Li C, Herschbach C, Rennenberg H, Pimenta MJ, Shen TL, Gage DA, Hanson AD (1999). S-methylmethionine plays a major role in phloem sulfur transport and is synthesized by a novel type of methyltransferase. *Plant Cell* **11**, 1485-1498.

Brosnan JT, Brosnan ME (2006). The sulfur-containing amino acids: an overview. *J Nutr* **136**, S1636-S1640.

Brown-Augsburger P, Chang D, Rust K, Crouch EC (1996). Biosynthesis of surfactant protein D. Contributions of conserved NH₂-terminal cysteine residues and collagen helix formation to assembly and secretion. *J Biol Chem* **271**, 18912-18919.

Buchner P, Stuiver CE, Westerman S, Wirtz M, Hell R, Hawkesford MJ, de Kok LJ (2004). Regulation of sulfate uptake and expression of sulfate transporter genes in *Brassica oleracea* as affected by atmospheric H₂S and pedospheric sulfate nutrition. *Plant Physiol* **136**, 3396-3408.

Burstenbinder K, Rzewuski G, Wirtz M, Hell R, Sauter M (2007). The role of methionine recycling for ethylene synthesis in *Arabidopsis*. *Plant J* **49**, 238-249.

Cagnac O, Bourbonloux A, Chakrabarty D, Zhang MY, Delrot S (2004). AtOPT6 transports glutathione derivatives and is induced by primisulfuron. *Plant Physiol* **135**, 1378-1387.

Castro A, Stulen I, Posthumus FS, de Kok LJ (2006). Changes in growth and nutrient uptake in *Brassica oleracea* exposed to atmospheric ammonia. *Ann Bot (Lond)* **97**, 121-131.

Chiaiese P, Ohkama-Ohtsu N, Molvig L, Godfree R, Dove H, Hocart C, Fujiwara T, Higgins TJ, Tabe LM (2004). Sulphur and nitrogen nutrition influence the response of chickpea seeds to an added, transgenic sink for organic sulphur. *J Exp Bot* **55**, 1889-1901.

Chiang HC, Lo JC, Yeh KC (2006). Genes associated with heavy metal tolerance and accumulation in Zn/Cd hyperaccumulator *Arabidopsis halleri*: a genomic survey with cDNA microarray. *Environ Sci Technol* **40**, 6792-6798.

Chiba Y, Ishikawa M, Kijima F, Tyson RH, Kim J, Yamamoto A, Nambara E, Leustek T, Wallsgrove RM, Naito S (1999). Evidence for autoregulation of cystathionine gamma-synthase mRNA stability in *Arabidopsis*. *Science* **286**, 1371-1374.

Cipollini DF, Busch JW, Stowe KA, Simms EL, Bergelson J (2003). Genetic variation and relationships of constitutive and herbivore-induced glucosinolates, trypsin inhibitors, and herbivore resistance in *Brassica rapa*. *J Chem Ecol* **29**, 285-302.

Clauss MJ, Dietel S, Schubert G, Mitchell-Olds T (2006). Glucosinolate and trichome defenses in a natural *Arabidopsis lyrata* population. *J Chem Ecol* **32**, 2351-2373.

Cobbett C, Goldsbrough P (2002). Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annu Rev Plant Biol* **53**, 159-182.

Cobbett CS, May MJ, Howden R, Rolfs B (1998). The glutathione-deficient, cadmium-sensitive mutant, *cad2-1*, of *Arabidopsis thaliana* is deficient in gamma-glutamylcysteine synthetase. *Plant J* **16**, 73-78.

Crawford NM, Kahn ML, Leustek T, Long SR (2000). Nitrogen and sulfur. In: Buchanan BB, Cruissem W, Jones RL, ed. Biochemistry and Molecular Biology of Plants. Maryland: American Society of Plant Physiologists. pp. 826.

Dan H, Yang G, Zheng ZL (2007). A negative regulatory role for auxin in sulphate deficiency response in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol* **63**, 221-235.

de Smet I, Signora L, Beeckman T, Inze D, Foyer CH, Zhang H (2003). An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *Plant J* **33**, 543-555.

Fauchon M, Lagniel G, Aude JC, Lombardia L, Soularue P, Petat C, Marguerie G, Sentenac A, Werner M, Labarre J (2002). Sulfur sparing in the yeast proteome in response to sulfur demand. *Mol Cell* **9**, 713-723.

Feechan A, Kwon E, Yun BW, Wang Y, Pallas JA, Loake GJ (2005). A central role for S-nitrosothiols in plant disease resistance. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 8054-8059.

Ferro M, Salvi D, Riviere-Rolland H, Vermat T, Seigneurin-Berny D, Grunwald D, Garin J, Joyard J, Rolland N (2002). Integral membrane proteins of the chloroplast envelope: identification and subcellular localization of new transporters. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 11487-11492.

Fontecave M, Atta M, Mulliez E (2004). S-adenosylmethionine: nothing goes to waste. *Trends Biochem Sci* **29**, 243-249.

Foster MW, McMahon TJ, Stamler JS (2003). S-nitrosylation in health and disease. *Trends Mol Med* **9**, 160-168.

Foyer CH, Theodoulou FL, Delrot S (2001). The functions of inter- and intracellular glutathione transport systems in plants. *Trends Plant Sci* **6**, 486-492.

Fratelli M, Goodwin LO, Orom UA, Lombardi S, Tonelli R, Mengozzi M, Ghezzi P (2005). Gene expression profiling reveals a signaling role of glutathione in redox regulation. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 13998-14003.

Frendo P, Harrison J, Norman C, Hernandez Jimenez MJ, van de Sype G, Gilabert A, Puppo A (2005). Glutathione and homogluthathione play a critical role in the nodulation process of *Medicago truncatula*. *Mol Plant Microbe Interact* **18**, 254-259.

Gerber J, Lill R (2002). Biogenesis of iron-sulfur proteins in eukaryotes: components, mechanism and pathology. *Mitochondrion* **2**, 71-86.

Giordano M, Pezzoni V, Hell R (2000). Strategies for the allocation of resources under sulfur limitation in the green alga *Dunaliella salina*. *Plant Physiol* **124**, 857-864.

Gomez LD, Noctor G, Knight MR, Foyer CH (2004). Regulation of calcium signaling and gene expression by glutathione. *J Exp Bot* **55**, 1851-1859.

Gressent F, Cullimore JV, Ranjeva R, Bono JJ (2004). Radio-labeling of lipo-chitooligosaccharides using the NodH sulfotransferase: a two-step enzymatic procedure. *BMC Biochem* **5**, 4-4.

Gueguen V, Macherel D, Jaquinod M, Douce R, Bourguignon J (2000). Fatty acid and lipoic acid biosynthesis in higher plant mitochondria. *J Biol Chem* **275**, 5016-5025.

Ha SB, Smith AP, Howden R, Dietrich WM, Bugg S, O'Connell MJ, Goldsbrough PB, Cobbett CS (1999). Phytochelatin synthase genes from Arabidopsis and the yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *Plant Cell* **11**, 1153-1164.

Harrison J, Jamet A, Muglia CI, van de Sype G, Aguilar OM, Puppo A, Frendo P (2005). Glutathione plays a fundamental role in growth and symbiotic capacity of *Sinorhizobium meliloti*. *J Bacteriol* **187**, 168-174.

Hatzfeld Y, Cathala N, Grignon C, Davidian JC (1998). Effect of ATP sulfurylase overexpression in bright yellow 2 tobacco cells. Regulation of atp sulfurylase and SO₄(2-) transport activities. *Plant Physiol* **116**, 1307-1313.

Hatzfeld Y, Lee S, Lee M, Leustek T, Saito K (2000). Functional characterization of a gene encoding a fourth ATP sulfurylase isoform from *Arabidopsis thaliana*. *Gene* **248**, 51-58.

Heiss S, Schafer HJ, Haag-Kerwer A, Rausch T (1999). Cloning sulfur assimilation genes of *Brassica juncea* L: cadmium differentially affects the expression of a putative low-affinity sulfate transporter and isoforms of ATP sulfurylase and APS reductase. *Plant Mol Biol* **39**, 847-857.

Hell R, Stephan UW (2003). Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants. *Planta* **216**, 541-551.

Herbette S, Taconnat L, Hugouvieux V, Piette L, Magniette ML, Cuine S, Auroy P, Richaud P, Forestier C, Bourguignon J, Renou JP, Vavasseur A, Leonhardt N (2006). Genome-wide transcriptome profiling of the early cadmium response of Arabidopsis roots and shoots. *Biochimie* **88**, 1751-1765.

Hesse H, Nikiforova V, Gakiere B, Hoefgen R (2004). Molecular analysis and control of cysteine biosynthesis: integration of nitrogen and sulphur metabolism. *J Exp Bot* **55**, 1283-1292.

Hesse H, Trachsel N, Suter M, Kopriva S, von Ballmoos P, Rennenberg H, Brunold C (2003). Effect of glucose on assimilatory sulphate reduction in *Arabidopsis thaliana* roots. *J Exp Bot* **54**, 1701-1709.

Higashi Y, Hirai MY, Fujiwara T, Naito S, Noji M, Saito K (2006). Proteomic and transcriptomic analysis of Arabidopsis seeds: molecular evidence for successive processing of seed proteins and its implication in the stress response to sulfur nutrition. *Plant J* **48**, 557-571.

Higuchi K, Suzuki K, Nakanishi H, Yamaguchi H, Nishizawa NK, Mori S (1999). Cloning of nicotianamine synthase genes, novel genes involved in the biosynthesis of phytosiderophores. *Plant Physiol* **119**, 471-480.

Hirai MY, Fujiwara T, Awazuhara M, Kimura T, Noji M, Saito

- K (2003). Global expression profiling of sulfur-starved Arabidopsis by DNA macroarray reveals the role of O-acetyl-L-serine as a general regulator of gene expression in response to sulfur nutrition. *Plant J* **33**, 651-663.
- Hirai MY, Klein M, Fujikawa Y, Yano M, Goodenowe DB, Yamazaki Y, Kanaya S, Nakamura Y, Kitayama M, Suzuki H, Sakurai N, Shibata D, Tokuhisa J, Reichelt M, Gershenzon J, Papenbrock J, Saito K (2005). Elucidation of gene-to-gene and metabolite-to-gene networks in Arabidopsis by integration of metabolomics and transcriptomics. *J Biol Chem* **280**, 25590-25595.
- Hirai MY, Saito K (2004). Post-genomics approaches for the elucidation of plant adaptive mechanisms to sulphur deficiency. *J Exp Bot* **55**, 1871-1879.
- Ho CL, Saito K (2001). Molecular biology of the plastidic phosphorylated serine biosynthetic pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Amino Acids* **20**, 243-259.
- Howarth JR, Dominguez-Solis JR, Gutierrez-Alcala G, Wray JL, Romero LC, Gotor C (2003). The serine acetyltransferase gene family in *Arabidopsis thaliana* and the regulation of its expression by cadmium. *Plant Mol Biol* **51**, 589-598.
- Howden R, Goldsbrough PB, Andersen CR, Cobbett CS (1995). Cadmium-sensitive, *cad1* mutants of *Arabidopsis thaliana* are phytochelatin deficient. *Plant Physiol* **107**, 1059-1066.
- Illingworth C, Mayer MJ, Elliott K, Hanfrey C, Walton NJ, Michael AJ (2003). The diverse bacterial origins of the Arabidopsis polyamine biosynthetic pathway. *FEBS Lett* **549**, 26-30.
- Iqbal A, Yabuta Y, Takeda T, Nakano Y, Shigeoka S (2006). Hydroperoxide reduction by thioredoxin-specific glutathione peroxidase isoenzymes of *Arabidopsis thaliana*. *FEBS J* **273**, 5589-5597.
- James F, Nolte KD, Hanson AD (1995). Purification and properties of S-adenosyl-L-methionine: L-methionine S-methyltransferase from *Wollastonia biflora* leaves. *J Biol Chem* **270**, 22344-22350.
- John P, Morrissey AEO (1999). Fungal resistance to plant anti-biotics as a mechanism of pathogenesis. *Microbiol Mol Biol Rev* **63**, 708-724.
- Jones-Rhoades MW, Bartel DP (2004). Computational identification of plant microRNAs and their targets, including a stress-induced miRNA. *Mol Cell* **14**, 787-799.
- Jost R, Altschmied L, Bloem E, Bogs J, Gershenzon J, Hahnel U, Hansch R, Hartmann T, Kopriva S, Kruse C, Mendel RR, Papenbrock J, Reichelt M, Rennenberg H, Schnug E, Schmidt A, Textor S, Tokuhisa J, Wachter A, Wirtz M, Rausch T, Hell R (2005). Expression profiling of metabolic genes in response to methyl jasmonate reveals regulation of genes of primary and secondary sulfur-related pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Photosynth Res* **86**, 491-508.
- Karageuzyan KG (2005). Oxidative stress in the molecular mechanism of pathogenesis at different diseased states of organism in clinics and experiment. *Curr Drug Targets Inflamm Allergy* **4**, 85-98.
- Karmoker JL, Clarkson DT, Saker LR, Rooney JM, Purves JV (1991). Sulphate deprivation depresses the transport of nitrogen to the xylem and the hydraulic conductivity of barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. *Planta* **185**, 269-278.
- Kassis EE, Cathala N, Rouached H, Fourcroy P, Berthomieu P, Terry N, Davidian JC (2007). Characterization of a selenate-resistant Arabidopsis mutant. Root growth as a potential target for selenate toxicity. *Plant Physiol* **143**, 1231-1241.
- Kataoka T, Hayashi N, Yamaya T, Takahashi H (2004a). Root-to-shoot transport of sulfate in Arabidopsis. Evidence for the role of SULTR3;5 as a component of low-affinity sulfate transport system in the root vasculature. *Plant Physiol* **136**, 4198-4204.
- Kataoka T, Watanabe-Takahashi A, Hayashi N, Ohnishi M, Mimura T, Buchner P, Hawkesford MJ, Yamaya T, Takahashi H (2004b). Vacuolar sulfate transporters are essential determinants controlling internal distribution of sulfate in Arabidopsis. *Plant Cell* **16**, 2693-2704.
- Kawashima CG, Berkowitz O, Hell R, Noji M, Saito K (2005). Characterization and expression analysis of a serine acetyltransferase gene family involved in a key step of the sulfur assimilation pathway in Arabidopsis. *Plant Physiol* **137**,

220-230.

Kim DY, Bovet L, Kushnir S, Noh EW, Martinoia E, Lee Y (2006). AtATM3 is involved in heavy metal resistance in Arabidopsis. *Plant Physiol* **140**, 922-932.

Kim H, Hirai MY, Hayashi H, Chino M, Naito S, Fujiwara T (1999). Role of O-acetyl-l-serine in the coordinated regulation of the expression of a soybean seed storage-protein gene by sulfur and nitrogen nutrition. *Planta* **209**, 282-289.

Klein M, Papenbrock J (2004). The multi-protein family of Arabidopsis sulphotransferases and their relatives in other plant species. *J Exp Bot* **55**, 1809-1820.

Klein M, Reichelt M, Gershenzon J, Papenbrock J (2006). The three desulfoglucosinolate sulfotransferase proteins in Arabidopsis have different substrate specificities and are differentially expressed. *FEBS J* **273**, 122-136.

Kocsis MG, Nolte KD, Rhodes D, Shen TL, Gage DA, Hanson AD (1998). Dimethylsulfoniopropionate biosynthesis in *Spartina alterniflora*1. Evidence that S-methylmethionine and dimethylsulfoniopropylamine are intermediates. *Plant Physiol* **117**, 273-281.

Konishi T, Matsumoto S, Tsuruwaka Y, Shiraki K, Hirata K, Tamaru Y, Takagi M (2006). Enhancing the tolerance of zebrafish (*Danio rerio*) to heavy metal toxicity by the expression of plant phytochelatin synthase. *J Biotechnol* **122**, 316-325.

Kopriva S (2006). Regulation of sulfate assimilation in Arabidopsis and beyond. *Ann Bot (Lond)* **97**, 479-495.

Koprivova A, Suter M, den Camp RO, Brunold C, Kopriva S (2000). Regulation of sulfate assimilation by nitrogen in Arabidopsis. *Plant Physiol* **122**, 737-746.

Kranner I, Birtic S, Anderson KM, Pritchard HW (2006). Glutathione half-cell reduction potential: a universal stress marker and modulator of programmed cell death? *Free Radic Biol Med* **40**, 2155-2165.

Krishnan HB, Jiang G, Krishnan AH, Wiebold WJ (2000). Seed storage protein composition of non-nodulating soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) and its influence on protein quality. *Plant Sci* **157**, 191-199.

Krusell L, Krause K, Ott T, Desbrosses G, Kramer U, Sato S, Nakamura Y, Tabata S, James EK, Sandal N, Stougaard J, Kawaguchi M, Miyamoto A, Suganuma N, Udvardi MK (2005). The sulfate transporter SST1 is crucial for symbiotic nitrogen fixation in *Lotus japonicus* root nodules. *Plant Cell* **17**, 1625-1636.

Kutz A, Muller A, Hennig P, Kaiser WM, Piotrowski M, Weiler EW (2002). A role for nitrilase 3 in the regulation of root morphology in sulphur-starving *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **30**, 95-106.

Lappartient AG, Vidmar JJ, Leustek T, Glass AD, Touraine B (1999). Inter-organ signaling in plants: regulation of ATP sulfurylase and sulfate transporter genes expression in roots mediated by phloem-translocated compound. *Plant J* **18**, 89-95.

Lee S, Leustek T (1998). APS kinase from *Arabidopsis thaliana*: genomic organization, expression, and kinetic analysis of the recombinant enzyme. *Biochem Biophys Res Commun* **247**, 171-175.

Lee S, Moon JS, Ko TS, Petros D, Goldsbrough PB, Korban SS (2003). Overexpression of Arabidopsis phytochelatin synthase paradoxically leads to hypersensitivity to cadmium stress. *Plant Physiol* **131**, 656-663.

Leustek T, Martin MN, Bick JA, Davies JP (2000). Pathways and regulation of sulfur metabolism revealed through molecular and genetic studies. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **51**, 141-165.

Li Y, Dhankher OP, Carreira L, Balish RS, Meagher RB (2005). Arsenic and mercury tolerance and cadmium sensitivity in Arabidopsis plants expressing bacterial gamma-glutamylcysteine synthetase. *Environ Toxicol Chem* **24**, 1376-1386.

Lindsey K (2001). Plant peptide hormones: the long and the short of it. *Curr Biol* **11**, R741-R743.

Ling HQ, Koch G, Baumlein H, Ganai MW (1999). Map-based cloning of chloronerva, a gene involved in iron uptake of higher plants encoding nicotianamine synthase. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**, 7098-7103.

Linkohr BI, Williamson LC, Fitter AH, Leyser HM (2002). Nitrate and phosphate availability and distribution have differ-

ent effects on root system architecture of Arabidopsis. *Plant J* **29**, 751 - 760.

Logan HM, Cathala N, Grignon C, Davidian JC (1996). Cloning of a cDNA encoded by a member of the *Arabidopsis thaliana* ATP sulfurylase multigene family. Expression studies in yeast and in relation to plant sulfur nutrition. *J Biol Chem* **271**, 12227 - 12233.

Lopez-Bucio J, Cruz-Ramirez A, Herrera-Estrella L (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr Opin Plant Biol* **6**, 280 - 287.

Lopez-Bucio J, Hernandez-Abreu E, Sanchez-Calderon L, Perez-Torres A, Rampey RA, Bartel B, Herrera-Estrella L (2005). An auxin transport independent pathway is involved in phosphate stress-induced root architectural alterations in Arabidopsis. Identification of BIG as a mediator of auxin in pericycle cell activation. *Plant Physiol* **137**, 681 - 691.

Loscos J, Naya L, Ramos J, Clemente MR, Matamoros MA, Becana M (2006). A reassessment of substrate specificity and activation of phytochelatase synthases from model plants by physiologically relevant metals. *Plant Physiol* **140**, 1213 - 1221.

Lyi SM, Zhou X, Kochian LV, Li L (2007). Biochemical and molecular characterization of the homocysteine S-methyltransferase from broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*). *Phytochemistry* **68**, 1112 - 1119.

Marquet A (2001). Enzymology of carbon-sulfur bond formation. *Curr Opin Chem Biol* **5**, 541 - 549.

Marrs KA (1996). The functions and regulation of glutathione S-transferases in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **47**, 127 - 158.

Marrs KA, Alfenito MR, Lloyd AM, Walbot V (1995). A glutathione S-transferase involved in vacuolar transfer encoded by the maize gene Bronze-2. *Nature* **375**, 397 - 400.

Marrs KA, Walbot V (1997). Expression and RNA splicing of the maize glutathione S-transferase Bronze2 gene is regulated by cadmium and other stresses. *Plant Physiol* **113**, 93 - 102.

Marsolais F, Boyd J, Paredes Y, Schinas AM, Garcia M, Elzein S, Varin L (2007). Molecular and biochemical characterization of two brassinosteroid sulfotransferases from Arabidopsis, AtST4a (At2g14920) and AtST1 (At2g03760). *Planta* **225**, 1233 - 1244.

Maruyama-Nakashita A, Inoue E, Watanabe-Takahashi A, Yamaya T, Takahashi H (2003). Transcriptome profiling of sulfur-responsive genes in Arabidopsis reveals global effects of sulfur nutrition on multiple metabolic pathways. *Plant Physiol* **132**, 597 - 605.

Maruyama-Nakashita A, Nakamura Y, Tohge T, Saito K, Takahashi H (2006). Arabidopsis SLIM1 is a central transcriptional regulator of plant sulfur response and metabolism. *Plant Cell* **18**, 3235 - 3251.

Maruyama-Nakashita A, Nakamura Y, Watanabe-Takahashi A, Inoue E, Yamaya T, Takahashi H (2005). Identification of a novel *cis*-acting element conferring sulfur deficiency response in Arabidopsis roots. *Plant J* **42**, 305 - 314.

Maruyama-Nakashita A, Nakamura Y, Watanabe-Takahashi A, Yamaya T, Takahashi H (2004a). Induction of SULTR1;1 sulfate transporter in Arabidopsis roots involves protein phosphorylation/dephosphorylation circuit for transcriptional regulation. *Plant Cell Physiol* **45**, 340 - 345.

Maruyama-Nakashita A, Nakamura Y, Yamaya T, Takahashi H (2004b). A novel regulatory pathway of sulfate uptake in Arabidopsis roots: implication of CRE1/WOL/AHK4-mediated cytokinin-dependent regulation. *Plant J* **38**, 779 - 789.

Maruyama-Nakashita A, Nakamura Y, Yamaya T, Takahashi H (2004c). Regulation of high-affinity sulphate transporters in plants: towards systematic analysis of sulphur signaling and regulation. *J Exp Bot* **55**, 1843 - 1849.

Marzluf GA (1997). Molecular genetics of sulfur assimilation in filamentous fungi and yeast. *Annu Rev Microbiol* **51**, 73 - 96.

Mauch P-HDCMESF (2005). Sulphur deficiency causes a reduction in antimicrobial potential and leads to increased disease susceptibility of oilseed rape. *J Phytopathol* **153**, 27 - 36.

McIntyre GI (2001). Control of plant development by limiting factors: a nutritional perspective. *Physiol Plantarum* **113**, 165 - 175.

Meyer AJ, Hell R (2005). Glutathione homeostasis and redox-regulation by sulfhydryl groups. *Photosynth Res* **86**, 435 - 457.

Miao Y, Lv D, Wang P, Wang XC, Chen J, Miao C, Song CP (2006). An Arabidopsis glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell* **18**, 2749-2766.

Michelet L, Zaffagnini M, Marchand C, Collin V, Decottignies P, Tsan P, Lancelin JM, Trost P, Miginiac-Maslow M, Noctor G, Lemaire SD (2005). Glutathionylation of chloroplast thioredoxin f is a redox signaling mechanism in plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 16478-16483.

Migge A, Bork C, Hell R, Becker TW (2000). Negative regulation of nitrate reductase gene expression by glutamine or asparagine accumulating in leaves of sulfur-deprived tobacco. *Planta* **211**, 587-595.

Mikkelsen MD, Petersen BL, Olsen CE, Halkier BA (2002). Biosynthesis and metabolic engineering of glucosinolates. *Amino Acids* **22**, 279-295.

Misson J, Raghothama KG, Jain A, Jouhet J, Block MA, Bligny R, Ortet P, Creff A, Somerville S, Rolland N, Dumas P, Nacry P, Herrerra-Estrella L, Nussaume L, Thibaud MC (2005). A genome-wide transcriptional analysis using *Arabidopsis thaliana* Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 11934-11939.

Mithen R (1992). Leaf glucosinolate profiles and their relationship to pest and disease resistance in oilseed rape. *Euphytica* **63**, 71-83.

Miyake T, Sammoto H, Kanayama M, Tomochika K, Shinoda S, Ono B (1999). Role of the sulphate assimilation pathway in utilization of glutathione as a sulphur source by *Saccharomyces cerevisiae*. *Yeast* **15**, 1449-1457.

Molvig L, Tabe LM, Eggum BO, Moore AE, Craig S, Spencer D, Higgins TJ (1997). Enhanced methionine levels and increased nutritive value of seeds of transgenic lupins (*Lupinus angustifolius* L.) expressing a sunflower seed albumin gene. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 8393-8398.

Mullins IM, Hilu KW (2004). Amino acid variation in the 10 kDa *Oryza* prolamin seed storage protein. *J Agric Food Chem* **52**, 2242-2246.

Nakayama M, Akashi T, Hase T (2000). Plant sulfite reductase: molecular structure, catalytic function and interaction with ferredoxin. *J Inorg Biochem* **82**, 27-32.

Nikiforova V, Freitag J, Kempa S, Adamik M, Hesse H, Hoefgen R (2003). Transcriptome analysis of sulfur depletion in *Arabidopsis thaliana*: interlacing of biosynthetic pathways provides response specificity. *Plant J* **33**, 633-650.

Nikiforova VJ, Gakiere B, Kempa S, Adamik M, Willmitzer L, Hesse H, Hoefgen R (2004). Towards dissecting nutrient metabolism in plants: a systems biology case study on sulphur metabolism. *J Exp Bot* **55**, 1861-1870.

Nocito FF, Lancilli C, Crema B, Fourcroy P, Davidian JC, Sacchi GA (2006). Heavy metal stress and sulfate uptake in maize roots. *Plant Physiol* **141**, 1138-1148.

Noctor G, Foyer CH (1998). ASCORBATE AND GLUTATHIONE: keeping active oxygen under control. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **49**, 249-279.

Noctor G, Gomez L, Vanacker H, Foyer CH (2002). Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signaling. *J Exp Bot* **53**, 1283-1304.

Noji M, Inoue K, Kimura N, Gouda A, Saito K (1998). Isoform-dependent differences in feedback regulation and subcellular localization of serine acetyltransferase involved in cysteine biosynthesis from *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem* **273**, 32739-32745.

Noji M, Saito K (2002). Molecular and biochemical analysis of serine acetyltransferase and cysteine synthase towards sulfur metabolic engineering in plants. *Amino Acids* **22**, 231-243.

Ohkama-Ohtsu N, Radwan S, Peterson A, Zhao P, Badr AF, Xiang C, Oliver DJ (2007a). Characterization of the extracellular gamma-glutamyl transpeptidases, GGT1 and GGT2, in *Arabidopsis*. *Plant J* **49**, 865-877.

Ohkama-Ohtsu N, Zhao P, Xiang C, Oliver DJ (2007b). Glutathione conjugates in the vacuole are degraded by gamma-glutamyl transpeptidase GGT3 in *Arabidopsis*. *Plant J* **49**, 878-888.

Ohkama N, Goto DB, Fujiwara T, Naito S (2002). Differential tissue-specific response to sulfate and methionine of a soybean seed storage protein promoter region in transgenic

Arabidopsis. *Plant Cell Physiol* **43**, 1266-1275.

Parisy V, Poinssot B, Owsianowski L, Buchala A, Glazebrook J, Mauch F (2007). Identification of PAD2 as a gamma-glutamylcysteine synthetase highlights the importance of glutathione in disease resistance of Arabidopsis. *Plant J* **49**, 159-172.

Peng Z, Verma DP (1995). A rice *HAL2*-like gene encodes a Ca^{2+} -sensitive 3'(2'),5'-diphosphonucleoside 3'(2')-phosphohydrolase and complements yeast met22 and *Escherichia coli* cysQ mutations. *J Biol Chem* **270**, 29105-29110.

Piccicocchi A, Douce R, Alban C (2003). The plant biotin synthase reaction. Identification and characterization of essential mitochondrial accessory protein components. *J Biol Chem* **278**, 24966-24975.

Pich A, Manteuffel R, Hillmer S, Scholz G, Schmidt W (2001). Fe homeostasis in plant cells: does nicotianamine play multiple roles in the regulation of cytoplasmic Fe concentration? *Planta* **213**, 967-976.

Pomponi M, Censi V, di Girolamo V, de Paolis A, di Toppi LS, Aromolo R, Costantino P, Cardarelli M (2006). Overexpression of Arabidopsis phytochelatase synthase in tobacco plants enhances Cd^{2+} tolerance and accumulation but not translocation to the shoot. *Planta* **223**, 180-190.

Potters G, Pasternak TP, Guisez Y, Palme KJ, Jansen MA (2007). Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends Plant Sci* **12**, 98-105.

Prosser IM, Purves JV, Saker LR, Clarkson DT (2001). Rapid disruption of nitrogen metabolism and nitrate transport in spinach plants deprived of sulphate. *J Exp Bot* **52**, 113-121.

Quintero FJ, Garciadéblas B, Rodríguez-Navarro A (1996). The *SAL1* gene of Arabidopsis, encoding an enzyme with 3'(2'),5'-bisphosphate nucleotidase and inositol polyphosphate 1-phosphatase activities, increases salt tolerance in yeast. *Plant Cell* **8**, 529-537.

Ranocha P, McNeil SD, Ziemak MJ, Li C, Tarczynski MC, Hanson AD (2001). The S-methylmethionine cycle in angiosperms: ubiquity, antiquity and activity. *Plant J* **25**, 575-584.

Rausch T, Wachter A (2005). Sulfur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. *Trends Plant Sci* **10**, 503-509.

Ravina CG, Chang CI, Tsakraklides GP, McDermott JP, Vega JM, Leustek T, Gotor C, Davies JP (2002). The sac mutants of *Chlamydomonas reinhardtii* reveal transcriptional and posttranscriptional control of cysteine biosynthesis. *Plant Physiol* **130**, 2076-2084.

Reuveny Z, Dougall DK, Pm T (1980). Regulatory coupling of nitrate and sulfate assimilation pathways in cultured tobacco cells. *Proc Natl Acad Sci USA* **77**, 6670-6672.

Rhodes D, Gage DA, Cooper A, Hanson AD (1997). S-Methylmethionine conversion to dimethylsulfoniopropionate: evidence for an unusual transamination reaction. *Plant Physiol* **115**, 1541-1548.

Rocha PS, Sheikh M, Melchiorre R, Fagard M, Boutet S, Loach R, Moffatt B, Wagner C, Vaucheret H, Furner I (2005). The Arabidopsis *HOMOLOGY-DEPENDENT GENE SILENCING1* gene codes for an S-adenosyl-L-homocysteine hydrolase required for DNA methylation-dependent gene silencing. *Plant Cell* **17**, 404-417.

Roetschi A, Si-Ammour A, Belbahri L, Mauch F, Mauch-Mani B (2001). Characterization of an Arabidopsis-Phytophthora pathosystem: resistance requires a functional *PAD2* gene and is independent of salicylic acid, ethylene and jasmonic acid signaling. *Plant J* **28**, 293-305.

Rotte C, Leustek T (2000). Differential subcellular localization and expression of ATP sulfurylase and 5'-adenylylsulfate reductase during ontogenesis of Arabidopsis leaves indicates that cytosolic and plastid forms of ATP sulfurylase may have specialized functions. *Plant Physiol* **124**, 715-724.

Rouached H, Berthomieu P, El Kassis E, Cathala N, Catherinot V, Labesse G, Davidian JC, Fourcroy P (2005). Structural and functional analysis of the C-terminal STAS (sulfate transporter and anti-sigma antagonist) domain of the *Arabidopsis thaliana* sulfate transporter SULTR1; 2. *J Biol Chem* **280**, 15976-15983.

Rouhier N, Jacquot JP (2005). The plant multigenic family of thiol peroxidases. *Free Radic Biol Med* **38**, 1413-1421.

Ruffet ML, Lebrun M, Droux M, Douce R (1995). Subcellular

distribution of serine acetyltransferase from *Pisum sativum* and characterization of an *Arabidopsis thaliana* putative cytosolic isoform. *Eur J Biochem* **227**, 500-509.

Saito K, Inoue K, Fukushima R, Noji M (1997). Genomic structure and expression analyses of serine acetyltransferase gene in *Citrullus vulgaris* (watermelon). *Gene* **189**, 57-63.

Sano H, Youssefian S (1994). Light and nutritional regulation of transcripts encoding a wheat protein kinase homolog is mediated by cytokinins. *Proc Natl Acad Sci USA* **91**, 2582-2586.

Sasaki-Sekimoto Y, Taki N, Obayashi T, Aono M, Matsumoto F, Sakurai N, Suzuki H, Hirai MY, Noji M, Saito K, Masuda T, Takamiya K, Shibata D, Ohta H (2005). Coordinated activation of metabolic pathways for antioxidants and defence compounds by jasmonates and their roles in stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J* **44**, 653-668.

Schachtman DP, Shin R (2007). Nutrient sensing and signaling: NPKS. *Annu Rev Plant Biol* **58**, 47-69.

Setya A, Murillo M, Leustek T (1996) Sulfate reduction in higher plants: molecular evidence for a novel 5'-adenylylsulfate reductase. *Proc Natl Acad Sci USA* **93**, 13383-13388.

Shibagaki N, Rose A, McDermott JP, Fujiwara T, Hayashi H, Yoneyama T, Davies JP (2002). Selenate-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* identify Sultr1;2, a sulfate transporter required for efficient transport of sulfate into roots. *Plant J* **29**, 475-486.

Signora L, de Smet I, Foyer CH, Zhang H (2001). ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis*. *Plant J* **28**, 655-662.

Sunarpi, Anderson JW (1996). Effect of sulfur nutrition on the redistribution of sulfur in vegetative soybean plants. *Plant Physiol* **112**, 623-631.

Sutherland KG, Booth EJ, Walker KC (2004). Effects of added sulphur on fungicide control of light leaf spot. HGCA Project Report No. 326. London: Home Grown Cereals Authority. pp. 69-69.

Tabé L, Hagan N, Higgins TJ (2002). Plasticity of seed protein composition in response to nitrogen and sulfur availability. *Curr Opin Plant Biol* **5**, 212-217.

Tabé LM, Droux M (2001). Sulfur assimilation in developing lupin cotyledons could contribute significantly to the accumulation of organic sulfur reserves in the seed. *Plant Physiol* **126**, 176-187.

Tabé LM, Droux M (2002). Limits to sulfur accumulation in transgenic lupin seeds expressing a foreign sulfur-rich protein. *Plant Physiol* **128**, 1137-1148.

Takahashi H, Watanabe-Takahashi A, Smith FW, Blake-Kalff M, Hawkesford MJ, Saito K (2000). The roles of three functional sulphate transporters involved in uptake and translocation of sulphate in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **23**, 171-182.

Takahashi H, Yamazaki M, Sasakura N, Watanabe A, Leustek T, Engler JA, Engler G, van Montagu M, Saito K (1997). Regulation of sulfur assimilation in higher plants: a sulfate transporter induced in sulfate-starved roots plays a central role in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **94**, 11102-11107.

Tsuda H, Ohshima Y, Nomoto H, Fujita K, Matsuda E, Iigo M, Takasuka N, Moore MA (2004). Cancer prevention by natural compounds. *Drug Metab Pharmacokinet* **19**, 245-263.

Urano Y, Manabe T, Noji M, Saito K (2000). Molecular cloning and functional characterization of cDNAs encoding cysteine synthase and serine acetyltransferase that may be responsible for high cellular cysteine content in *Allium tuberosum*. *Gene* **257**, 269-277.

Vatamaniuk OK, Mari S, Lu YP, Rea PA (1999). AtPCS1, a phytochelatin synthase from *Arabidopsis*: isolation and *in vitro* reconstitution. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**, 7110-7115.

Vauclare P, Kopriva S, Fell D, Suter M, Sticher L, von Ballmoos P, Krahenbuhl U, den Camp RO, Brunold C (2002). Flux control of sulphate assimilation in *Arabidopsis thaliana*: adenosine 5'-phosphosulphate reductase is more susceptible than ATP sulphurylase to negative control by thiols. *Plant J* **31**, 729-740.

Vernoux T, Wilson RC, Seeley KA, Reichheld JP, Muroy S, Brown S, Maughan SC, Cobbett CS, van Montagu M, Inze D, May MJ, Sung ZR (2000). The *ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2* gene defines a glutathione-dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development.

Plant Cell **12**, 97 - 110.

Wagner U, Edwards R, Dixon DP, Mauch F (2002). Probing the diversity of the Arabidopsis glutathione S-transferase gene family. *Plant Mol Biol* **49**, 515 - 532.

Warrilow AG, Hawkesford MJ (2002). Modulation of cyanoalanine synthase and O-acetylserine (thiol) lyases A and B activity by beta-substituted alanyl and anion inhibitors. *J Exp Bot* **53**, 439 - 445.

Wirtz M, Droux M (2005). Synthesis of the sulfur amino acids: cysteine and methionine. *Photosynth Res* **86**, 345 - 362.

Wirtz M, Hell R (2006). Functional analysis of the cysteine synthase protein complex from plants: structural, biochemical and regulatory properties. *J Plant Physiol* **163**, 273 - 286.

Wirtz M, Hell R (2007). Dominant-negative modification reveals the regulatory function of the multimeric cysteine synthase protein complex in transgenic tobacco. *Plant Cell* **19**, 625 - 639.

Wood ZA, Poole LB, Karplus PA (2003). Peroxiredoxin evolution and the regulation of hydrogen peroxide signaling. *Science* **300**, 650 - 653.

Wu F, Zhang G (2003). Phytochelatin and its function in heavy metal tolerance of higher plants. *Chin J Appl Ecol* **14**, 632 - 636.

Xiang C, Bertrand D (2000). Glutathione synthesis in Arabidopsis: multilevel controls coordinate responses to stress. In: Brunold C, Rennenberg H, Dekok LJ, Stulen I, Davidian JC, eds. Sulfur Nutrition and Sulfur Assimilation in Higher Plants. Berlin: Paul Haupt. pp. 409 - 412.

Xiang C, Oliver DJ (1998). Glutathione metabolic genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in Arabidopsis. *Plant Cell* **10**, 1539 - 1550.

Xiang C, Oliver DJ (2002). Multilevel regulation of glutathione homeostasis in higher plants. In: Pessarakli M, ed. Handbook of Plant and Crop Physiology. New York: Marcel Dekker Inc. pp. 539 - 548.

Xiang C, Werner BL, Christensen EM, Oliver DJ (2001). The biological functions of glutathione revisited in Arabidopsis transgenic plants with altered glutathione levels. *Plant Physiol* **126**, 564 - 574.

Yamaguchi Y, Nakamura T, Kusano T, Sano H (2000). Three Arabidopsis genes encoding proteins with differential activities for cysteine synthase and beta-cyanoalanine synthase. *Plant Cell Physiol* **41**, 465 - 476.

Yang Q, Wang Y, Zhang J, Shi W, Qian C, Peng X (2007). Identification of aluminum-responsive proteins in rice roots by a proteomic approach: cysteine synthase as a key player in Al response. *Proteomics* **7**, 737 - 749.

Yonekura-Sakakibara K, Onda Y, Ashikari T, Tanaka Y, Kusumi T, Hase T (2000). Analysis of reductant supply systems for ferredoxin-dependent sulfite reductase in photosynthetic and nonphotosynthetic organs of maize. *Plant Physiol* **122**, 887 - 894.

Yoshimoto N, Inoue E, Saito K, Yamaya T, Takahashi H (2003). Phloem-localizing sulfate transporter, Sultr1;3, mediates redistribution of sulfur from source to sink organs in Arabidopsis. *Plant Physiol* **131**, 1511 - 1517.

Yoshimoto N, Takahashi H, Smith FW, Yamaya T, Saito K (2002). Two distinct high-affinity sulfate transporters with different inducibilities mediate uptake of sulfate in Arabidopsis roots. *Plant J* **29**, 465 - 473.

Yu B, Yang Z, Li J, Minakhina S, Yang M, Padgett RW, Steward R, Chen X (2005). Methylation as a crucial step in plant microRNA biogenesis. *Science* **307**, 932 - 935.

Zenk MH (1996). Heavy metal detoxification in higher plants — a review. *Gene* **179**, 21 - 30.

Zhang H, Forde BG (1998). An Arabidopsis MADS-box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science* **279**, 407 - 409.

Zhang Z, Ober JA, Kliebenstein DJ (2006). The gene controlling the quantitative trait locus EPITHIOSPECIFIER MODIFIER1 alters glucosinolate hydrolysis and insect resistance in Arabidopsis. *Plant Cell* **18**, 1524 - 1536.

Zhao FJHM, Warrilow HGS (1996). Response of two wheat varieties to sulphur addition and diagnosis of sulphur deficiency. *Plant Soil* **181**, 317 - 327.

Zhu YL, Pilon-Smits EA, Tarun AS, Weber SU, Jouanin L, Terry N (1999). Cadmium tolerance and accumulation in Indian mustard is enhanced by overexpressing gamma-glutamylcysteine synthetase. *Plant Physiol* **121**, 1169 - 1178.

Plant Sulfur Metabolism, Regulation, and Biological Functions

Yu Wu[†], Lei Gao[†], Minjie Cao, Chengbin Xiang^{*}

School of Life Sciences, University of Science and Technology of China, Hefei 230027, China

Abstract Plants play a pivotal role in the global sulfur cycle as the dominant reducer of inorganic sulfur. Inorganic sulfate in the soil is taken up by plant roots, reduced, and assimilated into cysteine, the first organic reduced sulfur, from which many critical sulfur-containing metabolites are derived and play essential roles in plant development, abiotic stress tolerance, disease and insect resistance, as well as crop yield and grain quality. Sulfur may have the most complex metabolism and regulation and serve more biological functions than any other nutrients in plants. This review summarizes the recent advances in metabolism and regulation of sulfur and its roles in stress tolerance. Important unsolved problems in sulfur metabolism and the emerging issue of sulfur deficiency in agriculture are discussed.

Key words Arabidopsis, disease and insect resistance, glutathione, regulation, stress tolerance, sulfate transporter, sulfur metabolism

Wu Y, Gao L, Cao MJ, Xiang CB (2007). Plant sulfur metabolism, regulation, and biological functions. *Chin Bull Bot* **24**, 735–761.

[†] These authors contributed equally in this paper.

^{*} Author for correspondence. E-mail: xiangcb@ustc.edu.cn

(责任编辑: 白羽红)

科学出版社新书推介 II

发育的原理(原书第三版)

〔英〕L. 沃尔珀特等 编著 丁小燕等 译 978-7-03-019447-3/Q.1896 ¥98.00

本书是牛津大学出版社出版的 *Principles of Development* 的导读版, 涉及的学科是生命科学的核心学科之一。本书主编是一名优秀的发育生物学家, 英国皇家科学院院士。本书的其他编者都是各自领域的权威学者, 至今仍活跃在科研第一线。因此本书学术水平高, 具有权威性和前沿性。本书对于本科生和研究生以及对发育生物学有兴趣的科研人员都有重要的参考价值。

比较基因组学

〔美〕M. 克拉克 主编 邱幼祥 高翔 等译 978-7-03-019430-5/Q.1895 ¥38.00

本书讲述了各种模式生物基因组在人类基因组研究与人类基因鉴定中发挥的重要作用。介绍了研究模式生物基因组的不同方法, 如突变研究、cDNA 表达图的构建、原位杂交和比较基因组(在基因和核苷酸水平)分析。这一切都将有助于我们对于人类基因组的认识。在探索所有生物基因组进化的连续性和变异性、生物之间的亲缘关系、阐明基因结构和演化、调控序列的结构和功能、内含子的进化以及基因功能方面, 比较基因组学更有其特殊的价值。本书适合高等院校遗传学、分子生物学、生物化学等相关专业的学生、教师及科研人员参考。

地址: 北京东黄城根北街16号 科学出版社科学出版中心生命科学分社 邮编: 100717

联系人: 阮芯 电话(传真): 010-64034622

欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书(免邮费)。

更多精彩图书请登陆网站 <http://www.lifescience.com.cn>