

植物和藻类应对硫缺乏的生理生化响应

王倩雅, 张莹, 袁朝杰, 李爱芬*, 张成武

暨南大学水生生物研究中心, 广州510632

摘要: 硫素对藻类和植物的生长发育具有重要的生理功能, 是继氮、磷、钾之后第四位必需的中量营养元素。硫素缺乏严重影响藻类和植物的生理生化功能, 因此, 藻类和植物也相应形成了应对硫缺乏的作用机制, 表现为细胞代谢途径发生调整, 提高对外源硫素的转运与同化能力; 增强对膜脂硫代异鼠李糖甘油二酯(sulfoquinovosyl diacylglycerol, SQDG)和胞内含硫次级代谢产物等内源硫的利用; 类囊体光合膜结构发生变化, 光合作用的效率降低; 细胞生长速率与分裂也受到一定限制。本文主要围绕藻类和植物应对硫缺乏的上述生理生化响应机制进行了综述。

关键词: 硫缺乏; 硫素的转运与同化; 代谢途径; 细胞生长与分裂

硫素是生物生长过程中重要元素之一, 广泛存在于生物体的蛋白质、油脂、碳水化合物等一些代谢产物中(Davidian和Kopriva 2010), 如甲硫氨酸与半胱氨酸等含硫氨基酸、寡肽、植络素、维生素、辅酶因子(生物素、硫胺素、辅酶A)等, 它既是蛋白质、氨基酸的重要组成成分, 又是酶反应活性中心的必需元素, 还是叶绿素、谷胱甘肽、辅酶等合成的重要介质(李国强等2005)。在植物的生命活动中, 硫素参与光合作用、呼吸作用、氮素同化和碳水化合物的代谢, 对植物的生长调节、解毒、防卫和抗逆等生命活动起着重要作用(王敏杰和徐延驰2011)。

环境中出现硫素限制或缺乏会严重影响物种生存甚至危害生态系统的组成。植物在硫缺乏条件下会出现植株矮小、生长发育不良、种子产量与质量下降等现象, 在一定程度上影响到农作物生产力的发展(Mahler和Maples 1986; Warman和Sampson 1994)。土壤中的硫素来源主要包括含硫化肥的使用和大气污染导致的酸雨(Cherest等1997; Johnson等1982; David等1988; MacDonald等1991)。然而, 随着肥料中硫素的纯度提高以及酸雨现象减少, 使得生态系统中有效硫素引发不同程度地降低, 从而限制植物的生长与发育(Marschne 1995)。另外, 土壤中大量 SO_4^{2-} 并不能真正的被植物所利用, 大部分 SO_4^{2-} 阴离子被吸附到土壤颗粒的表面或者以 SO_4^{2-} 形式共价键结合在有机分子上形成硫酸酯或磺酸酯(Grossman和Takahashi 2001), 植物不能直接吸收这种有机形式的硫化物, 需要分解后才被利用, 这种现象势必会导致硫素在生态系统中严重缺乏。藻类和植物应对硫素缺乏产生了相似的响应机制, 表现为细胞增强了对

外源硫素的转运与同化, 提高对膜脂硫代异鼠李糖甘油二酯(SQDG)和胞内含硫次级代谢产物等内源硫的利用; 类囊体光合膜结构发生变化, 光合作用效率降低; 调控细胞的生长与分裂等代谢过程(Šetlík等1988; Zhang等2004)。

1 硫素缺乏对硫酸盐吸收与同化能力的影响

大多数生物首选硫酸根离子(SO_4^{2-})作为硫素来源, 细胞通过膜上硫酸盐转运体(SULTR)将 SO_4^{2-} 吸收后, 经活化、还原、氨基酸合成三个同化步骤完成对硫素的利用(Saito 2004; Leustek等2000)。如图1所示, 硫酸根离子在ATP硫酸化酶(ATP sulfurylase, ATPS)作用下以酸酐键与ATP上的磷酸残基相连, 形成以腺苷-5-磷酸硫酸(adenosine 5'-phosphosulfate, APS)为活化形式的 SO_4^{2-} 。APS形成后进入两个途径: 第一个途径活化形式的 SO_4^{2-} 作为底物在APS还原酶(adenosine 5'-phosphosulfate reductase, APR)作用下被还原成亚硫酸盐(可能以谷胱甘肽作为还原剂), 进一步在亚硫酸盐还原酶(sulfite reductase, SIR)的参与下还原成硫化物(还原型的铁氧还原蛋白提供电子), 最后与O-乙酰丝氨酸在O-乙酰丝氨酸(硫醇)裂解酶[O-acetylserine(thiol)-lyase, OAS-TL]的作用下形成半胱氨酸。第二个途径通过APS磷酸化得到3-磷酸腺苷5-磷酸硫酸酯(3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulfate, PAPS), 然后在硫酰基转移酶(SOT)的作用下形成硫代葡萄糖苷。两个途径皆将硫素还原后

收稿 2015-12-21 修定 2016-01-09

资助 国家自然科学基金(41176105)和中央高校基本科研业务费专项资金(21614101)。

* 通讯作者(E-mail: tiger@jnu.edu.cn)。

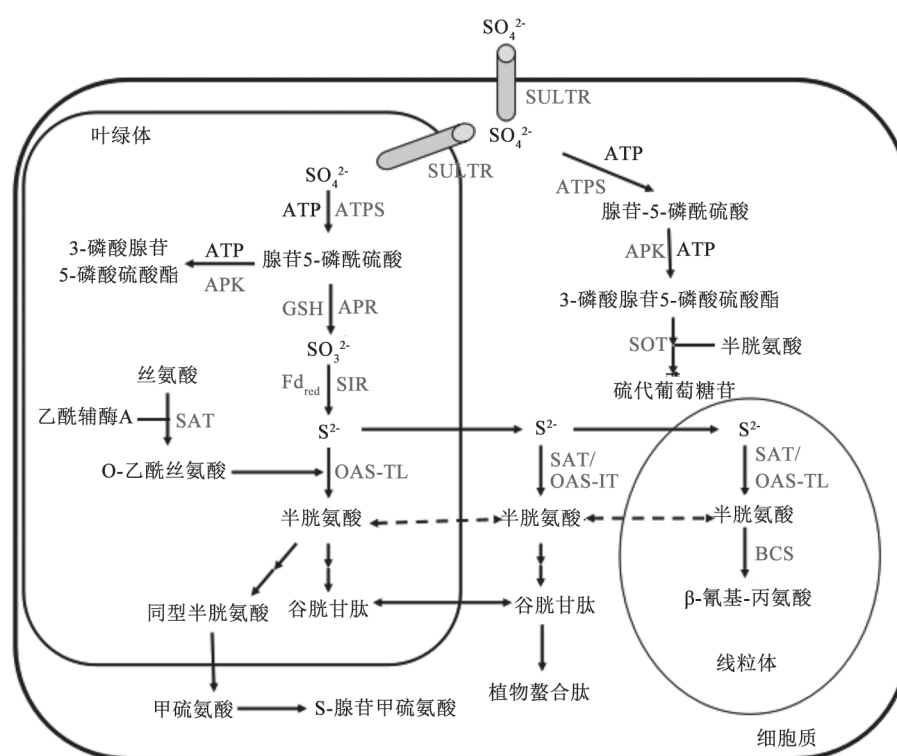


图1 植物体内硫素转运与同化途

Fig.1 Sulfur transport and assimilatory metabolism in the plant cells

SULTR: 硫酸盐转运体; ATPS: ATP硫酸化酶; APR: 腺苷-5-磷酸硫酸还原酶; APK: 腺苷-5-磷酸硫酸激酶; SIR: 亚硫酸盐还原酶; SAT: 丝氨酸转乙酰基酶; OAS-TL: O-乙酰丝氨酸(硫醇)裂解酶; SOT: 硫酰基转移酶; BCS: β -氨基-丙氨酸合成酶。参考Saito (2004)一文。

并入辅酶因子、葡萄糖苷、含硫蛋白质等细胞代谢物的合成中(Leustek和Saito 1999)。

研究表明, 硫素的吸收和同化受几个方面调控。第一, 关键酶ATPS和APR受光照条件的诱导(Neuenschwander等1991); 第二, 在硫素充足和过量的条件下抑制硫酸盐同化, 硫素缺乏时抑制消失(Herschbach等2000; Vauclare等2002; Westerman等2001); 第三, 氮素缺乏下抑制硫酸盐同化, 补氮后恢复(Koprivova等2000); 第四, 碳水化合物间接调节硫素的同化(李国强等2005; Kopriva和Rennenberg 2004)。硫素缺乏条件下, 植物和藻类等光合生物的硫素转运与同化过程中存在差异。研究报告, 硫酸盐的同化过程中, 植物在还原阶段易受APR活性的限制, 然而藻类在活化阶段易受ATPS的影响。目前对藻类和植物硫素转运与同化相关的研究较少, 只在少数模式生物, 如莱茵衣藻, 拟南芥中有报道(Giordano和Raven 2014)。

生物为了适应硫限制或缺乏的环境, 在细胞外大量合成芳基硫酸酯酶(aryl sulfatase, ARS)

(Scott等1970; Adachi等1973), ARS有利于水解环境中的硫酸酯类复合物, 产生便于吸收的游离 SO_4^{2-} , 增加了进入细胞的 SO_4^{2-} 通量, 类似研究在莱茵衣藻硫缺乏条件中被报道(De Hostos等1988; Yildiz等1994)。González等(2010)用RNA-Seq技术研究莱茵衣藻野生型和Ser/Thr蛋白激酶突变型(*snrk2.1*)应对硫缺乏的响应模式(如图1所示), 研究表明, 编码 SO_4^{2-} 转运蛋白的相关基因在转录水平上显著增加, 如芳基硫酸酯酶(ARSs)、特定 SO_4^{2-} 转运体(SLT1、SLT2和SULTR2)以及含硫氨基酸的运载体(AOT4), 以增加对外源硫素的捕获。相反, 硫素同化过程中, 参与代谢的酶蛋白相关基因在转录水平上无显著变化或略呈下降趋势, 如丝氨酸转乙酰基酶(SAT2)、O-乙酰丝氨酸(硫醇)裂解酶(OASTL1、OASTL2和OASTL3三个异构体基因)、APR、APS激酶(APSkinase, APK)、亚硫酸盐还原酶(sulfite reductase, SiR)以及谷胱甘肽合成与降解所需酶等, 这些酶蛋白更易受氮素胁迫的影响。类似研究在油料作物中也有报道, Zhang等(2015)

研究欧洲油菜在缺硫条件下培养第3天的硫酸盐转运体基因(SULTR1.1、SULTR1.2、SULTR4.1以及SULTR4.2)在转录水平上高效表达, 是对照组表达量的5~8倍, 相应的ATPS与APR酶活性迅速上升至最大, OASTL酶活性呈降低趋势, 导致氨基酸与蛋白质出现不同程度的降解。Zhang等(2015)研究欧洲油菜缺硫后进行补硫实验表明, SULTR等4个基因的转录丰度恢复到对照组的水平, APR与ATPS酶活性降低, 而OASTL酶活性增加至对照组的2倍, 并且补硫后的氨基酸与蛋白质的合成远高于对照组, 说明缺硫后补加硫素促进细胞蛋白质的累积。

甲硫氨酸是藻类和植物中一种必需含硫氨基酸, 不仅参与蛋白质的合成, 还形成S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosyl methionine, SAM)衍生物(Frank等2015; Bromke和Hesse 2015) (如图2所示)。SAM是主要的甲基供体, 作为许多生化合成途径的底物, 控制乙烯、聚胺和生物素等关键代谢物的水平(Amir 2010; Galili和Amir 2013)。硫素缺乏条件下, 甲硫氨酸/S-腺苷甲硫氨酸循环和含硫辅酶因子(硫胺素、生物素)等生物合成相关蛋白的基因丰度显著降低, 这种现象在藻类和植物中均有报道(Aksoy等2014)。Giovanelli等(1985)证明浮萍属的细胞中合成的甲硫氨酸80%用于SAM通路, 只有20%的并入蛋白质合成, 这也反映了SAM的形成是甲硫氨酸池重要消耗途径。因此, SAM的水平降低可能会导致硫胺素、叶绿素、聚胺以及脂质

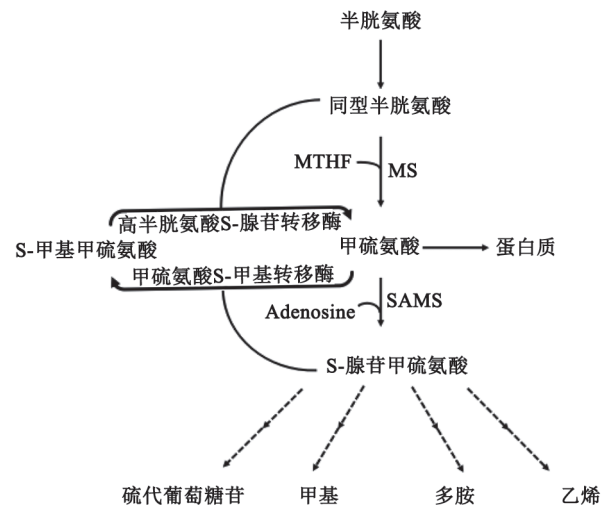


图2 植物中甲硫氨酸的代谢途径

Fig.2 Methionine metabolic pathway in plants

MTHF: 甲基四氢叶酸; SMM: S-甲基蛋氨酸; SAM: S-腺苷甲硫氨酸; MS: 甲硫氨酸合成酶; Adenosine: 腺苷; SAMS: S-腺苷甲硫氨酸合成酶。参考Frank等(2015)一文。

的合成等几组相关代谢途径受阻, 严重影响植物生长发育甚至引发死亡。同样, 拟南芥在硫缺乏条件下, 其内部硫胺素生物合成功能也存在减弱的趋势(Maruyama-Nakashita等2003)。

2 硫缺乏对光合膜结构和功能的影响

光合作用是维持生命生存的基础, 光合生物的光合膜系统——类囊体膜是进行光能固定转化为化学能的生产平台。类囊体膜上有4种甘油酯(图3), 包括单半乳糖甘油二酯(monogalactosylidia-

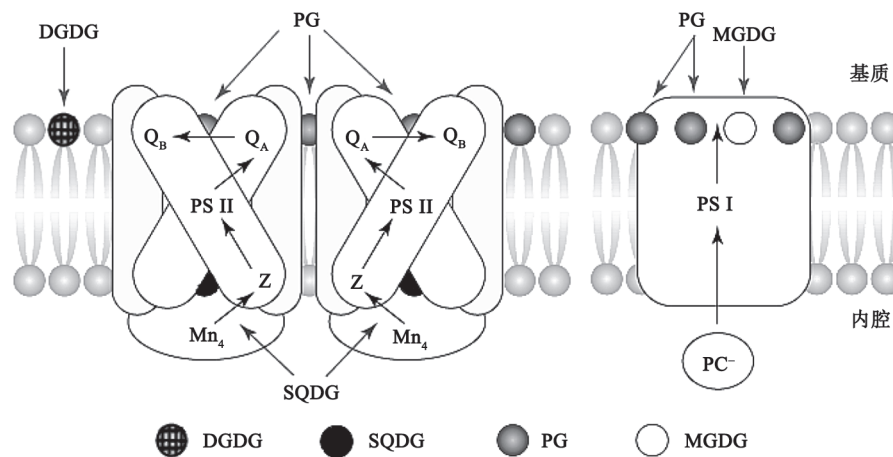


图3 光合膜上四种甘油酯

Fig.3 Four glycerides in the photosynthetic membrane

参考Frentzen (2004)一文。

cylglycerol, MGDG)和双半乳糖甘油二酯(digalactosyldiacylglycerol, DGDG)两种非带电荷的半乳糖脂, 两种带负电荷的酸性脂分别为硫代异鼠李糖甘油二酯(SQDG)和磷脂酰甘油(phosphatidylglycerol, PG) (Dörmann和Benning 2002; Sato 2004)。SQDG是类囊体膜上含硫丰富的一类糖脂, 在植物光合膜上含量较少, 仅占总油脂的4%, 但在藻类中含量丰富, 一般为总油脂的10%~70%, 它与磷脂酰甘油(PG)在光合代谢中发挥着重要作用(杨文等2003)。Sugimoto等(2007)报道, 莱茵衣藻在缺硫6 h后, 叶绿体中SQDG发生降解, 含量降低了85%, 作为一种细胞内源性硫素参与蛋白、辅酶因子等含硫化合物的合成, Sugimoto还提出胞内的核酮糖二磷酸羧化酶/加氧酶(rubisco)也将成为内源性硫供应的候选者, 维持机体正常的新陈代谢。

光合膜上SQDG与PG同为叶绿体的酸性膜脂, 共同维持光系统II (PSII)的二聚体构象(图3), 在一定程度上两者可相互替代(Frentzen 2004)。莱茵衣藻硫素缺乏早期阶段, SQDG减少时, PG表达量上升, 藻细胞通过提高PG的含量维持类囊体膜的动态稳定(Sugimoto等2008)。但随硫素缺乏程度的加深, SQDG合成体系未得到硫素的补充, 就会对光合膜上的PSII产生严重影响。研究报道SQDG缺陷型莱茵衣藻突变株(hf-2型)与野生型藻株在使用对苯醌作为电子受体时, 突变株PSII的活性仅为野生型的60%, 补充SQDG后, 突变株PSII的活性得到恢复(Sato等1995; Minoda等2003)。Minoda等人从电子传递水平上解释hf-2型突变株PSII活性降低的原因: SQDG的缺失使水分解的复杂结构发生严重改变, 影响D1蛋白上电子由锰簇传递给酪氨酸Z, 并非是阻断了由 Q_A 传递至 Q_B 的电子。Sato等人研究认为这是由于SQDG具有PG所不具备的特殊极性头部基团, 因此PG不能长久地替代SQDG来维持其PSII复合物的正确构象。

菠菜在长期硫素供应不足的环境中, 细胞叶绿体数目减少, 叶绿素含量降低, 机体内所需的谷胱甘肽和半胱氨酸合成也相应减少(Nikiforova等2003), 导致脂类合成底物——乙酰辅酶A减少, 导致植物在硫素胁迫晚期, 叶绿体的光合膜系统所需的4种脂类合成受到抑制, 叶绿体基粒变松弛、膨胀, 甚至发生解体, 其片层结构不显著或消失,

引发基粒与类囊体膜发生分离等现象。油菜在硫素缺乏的条件下, 质膜发育不全, 蛋白核变小直至消失, 淀粉颗粒变大, “淀粉泡”累积(王庆仁和林葆1999)。油料作物如向日葵在硫素缺乏条件下, 不仅叶绿体与总蛋白含量大幅度降低, 而且RNA和油脂含量同样减少, 导致氮代谢发生失衡, 光呼吸速率提高, 这些变化都引发代谢和生长速率降低(Jacob和Lawlor 1993)。研究表明, 当硫和镁同时缺乏时严重损伤PSII, 导致最大量子产率(F_v/F_m)和D1蛋白含量明显下降, 当严重的氮、磷和硫素限制会导致光合生物PSII实际量子产量(Yield)与最大量子产率(F_v/F_m)显著降低, Q_A 还原状态升高(Jacob和Lawlor 1993; Westerman等2001)。

在光合生物类囊体膜上, 硫素是许多辅酶或辅基的重要组成部分, 如Cytb6/f复合体上Rieske铁-硫蛋白, PSI上不可移动电子受体的铁硫簇FeS-X、FeS-A和FeS-B以及可移动电子传递体铁氧还蛋白(Fd)和铁氧还蛋白-NADP⁺(氧化)还原酶(FNR) (许大全2013)。此外, PSII反应中心D1蛋白的合成需要半胱氨酸和甲硫氨酸参与, D1蛋白的周转调控需要含硫蛋白的介导。缺硫条件下, 铁-硫蛋白和铁氧还蛋白(Fd)等合成减少, 影响电子传递。当硫素供应不足时, 半胱氨酸和甲硫氨酸供应不足(Wyckoff等1998; Nixon等2010; He 2013), 阻碍了D1蛋白的合成周转, 导致PSII反应中心不能正常修复, 使叶绿体对光能的捕获、吸收、转化能力下降, 对外界环境胁迫的抗逆性下降。已有文献报道, 在藻类中D1蛋白的合成需要定位于叶绿体上的二硫化物异构酶(disulfide isomerase, PDI)的类似蛋白(RB60)介导才能完成(Kim和Mayfield 1997)。RB60含有两个硫氧化还原蛋白类似结构域和一个相邻二硫基团(vicinal dithiol site, VDS), 介导一种RNA结合蛋白(RB47), 结合到编码D1蛋白基因(psbA)的mRNA 5'端的非编码区(UTR)上, 一起作为psbA mRNA 5'UTR的翻译激活因子(Danon和Mayfield 1991), 来应答光合作用和光信号, 调节下游开放阅读框(ORF)的翻译, 合成D1蛋白(Trebitsh和Danon 2001)。

3 硫素缺乏对淀粉合成的影响

藻类和植物进行光合作用将CO₂和H₂O转化为淀粉, 作为一种稳定的化学能储存在细胞中。

研究发现,某些微藻和油料作物在硫素缺乏下促进淀粉合成。Brányiková等(2011)研究普通小球藻(*Chlorella vulgaris*)在光照、营养元素(氮、磷、硫限制)和放线菌酮处理条件下淀粉的合成效率,结果表明硫限制是微藻进行淀粉富集生物质大规模户外培养的最适宜条件。藻类和植物培养初期细胞进行大量的繁殖,在细胞周期阶段的RNA和蛋白质等生物大分子合成, DNA复制,光合作用产生的能量主要用于蛋白质的合成;硫素缺乏时,细胞中DNA复制受阻,细胞核和细胞分裂受抑制,这种条件作用于细胞周期的能量流向淀粉的合成(Hase等1961; Vítová等2015)。Šetlík等(1988)研究缺硫对四尾栅藻(*Scenedesmus quadricauda*)的生物大分子合成与细胞周期的影响,分析表明缺硫后分裂的子细胞生物大分子合成受阻,但仍以正常细胞的光合效率合成大量淀粉,补充硫素后,储存的淀粉降解提供能量, RNA、蛋白质、DNA等生物大分子迅速合成,细胞进行分裂。

硫素缺乏下光合生物膜脂上硫脂(SQDG)合成受阻可能引发叶绿体上淀粉的积累(如图4)。光合生物SQDG合成主要分为两步:尿苷二磷酸葡萄糖(UDP-glucose, UDP-Glc) (由UDP葡萄糖焦磷酸

酶(UGP3)将葡萄糖-1-磷酸转化而来(Okazaki等2009))和亚硫酸盐(SO_3^{2-})在UDP-硫代异鼠李糖合成酶(UDP-sulfoquinovose synthase, SQD1)作用下合成UDP-硫代异鼠李糖(UDP-sulfoquinovose, UDP-SQ), SO_3^{2-} 为磺酸基供体(Mulichak等1999); UDP-SQ和甘油二酯(DAG)在硫代异鼠李糖甘油二酯合成酶(SQDG synthase, SQD2)作用下生成SQDG (Sanda等2001)。当外源硫素缺乏时,还原成亚硫酸(SO_3^{2-})很少或没有, SQD1合成阶段受阻,导致底物尿苷二磷酸葡萄糖(UDP-glucose, UDP-Glc)大量累积。累积的UDP-Glc可在ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, ADP-GlcP-Pase)作用下形成葡萄糖-1-磷酸(glucose 1-phosphate, Glc-1-P)进入淀粉的合成途径(Shimajima 2011)。藻类中SQDG的含量远比植物丰富,作者认为这类淀粉累积途径在藻细胞中可能更占一定的分量,但现阶段对此研究甚少,需进一步的探讨。

4 硫缺乏对藻类和植物生长的影响

藻类和植物细胞中硫素虽不如碳、氢、氧、氮、磷的含量丰富,但在硫缺乏条件下细胞生长受到严重的影响。例如油菜等植物为应对硫素供应不足的环境,一方面通过减少芥子油苷的合成

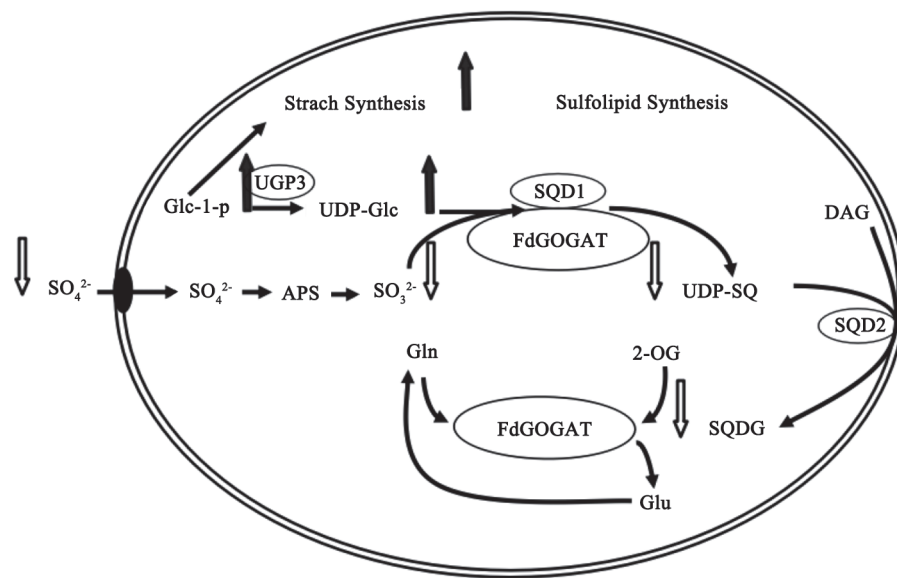


图4 叶绿体中SQDG的生物合成及其相关联的淀粉合成

Fig.4 Biosynthesis of SQDG and its associated starch synthesis in plant chloroplasts

Glc 1-P: 葡萄糖-1-磷酸; UDP-Glc: 葡萄糖尿苷二磷酸; APS: 腺苷-5-磷酸硫酸; Gln: 谷氨酰胺; Glu: 谷氨酸; 2-OG: 2-酮戊二酸; DAG: 三酰甘油; UGP3: UDP-葡萄糖焦磷酸化酶; SQD1: UDP-硫代异鼠李糖合成酶; SQD2: 硫代异鼠李糖甘油二酯合成酶; FdGOGAT: 铁氧还蛋白依赖谷氨酰胺酶。黑色箭头表示含量上升,白色箭头表示含量降低。参考Shimajima (2011)一文。

以降低次生代谢对硫的利用,另一方面增加其降解来提高硫从次生代谢转向初生同化,以满足自身对硫的需求(朱凤羽2008)。吲哚类芥子油苷可被葡萄糖硫苷酶水解形成吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)的前体3-吲哚乙腈(3-indoleacetonitrile, IAN),可能参与调节植物的活性生长素水平,诱导细胞中IAA的合成(汪俏梅和曹家树2001),促进植物根的伸长和侧根的形成,使植物捕获更多硫素营养,以适应缺硫环境。这种硫素营养和生长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,是植物对硫素胁迫适应所作出的自我调节反应(朱凤羽2008)。

对于低等单细胞藻类而言,缺硫条件下细胞中虽不会出现类似植物根部内IAA累积现象,但可通过调节硫酸盐转运体的活性捕获外源硫素和控制细胞分裂减少内源硫素的流失等。研究报道,硫素在绿藻细胞周期中扮演重要角色,小球藻(*Chlorella*)中含硫脱氧核糖核苷酸与肽核酸等含硫化物参与调控细胞分裂,且在细胞核分裂之前出现显著的增加(Hase等1958, 1959)。眼虫属(*Euglena*)和四尾栅藻(*Scenedesmus quadricauda*)细胞周期中起着生物钟作用的关键硫醇和含硫代谢物在硫素缺乏下出现减少,导致细胞分裂间期阶段的RNA、蛋白质等生物大分子的合成及DNA复制受阻,以致分裂期核与细胞无法进行分裂,从而抑制细胞周期的进程,减少子细胞的产生(Edmunds等1976; Šetlík等1988)。藻细胞控制细胞分裂与生长速率,减少自身硫素的流失,增强对内源硫素的高效利用,维持稳定的新陈代谢,这是藻类存活于缺硫环境的重要基础。

5 结语

硫素是光合生物生长发育的重要营养元素,参与光合和呼吸作用、氮素同化、碳水化合物的代谢,辅助合成蛋白质、油脂、碳水化合物等,对光合生物的生长调节、抗逆和防卫等生命活动起重要作用。硫营养水平直接作用于光合生物的光合效率,即影响光合膜的结构与膜脂的合成,还影响D1蛋白的周转与PSII反应中心的活性,同时硫素营养间接调控光合生物的细胞生长与分裂。特别对低等的单细胞藻类,生长代谢过程受硫素营养的影响更为显著。

当今人类社会面临着化石燃料的污染和日趋耗竭的危机,生物能源作为一种新型的可再生能源受到人们的广泛关注。利用微藻生产生物燃料及其相关高附加值产品已成为目前化石能源替代燃料研究的热点,例如微藻制氢,生物柴油等,但微藻生物燃料的商业化利用还存在诸多挑战。许多能源微藻的光合产能代谢受硫素营养的调控,现阶段对于硫素缺乏条件下微藻的研究以产氢能为主,但对于高产油脂的微藻,不同硫素营养水平对细胞生长生理及其主要生化组分有何影响?特别是光合膜上硫脂的合成与转化及其电子传递效率与细胞硫素营养水平的内在联系,以及产油微藻TAG生物合成过程中硫素在蛋白质和脂质代谢的碳硫分配上的关键调控机制等都有待深入研究,这些问题的阐明是最终通过生化调控技术和基因工程手段提高微藻细胞产能的重要基础。

参考文献

- Adachi T, Murooka Y, Harada T (1973). Derepression of arylsulfatase synthesis in *Aerobacter aerogenes* by tyramine. *J Bacteriol*, 116 (1): 19–24
- Amir R (2010). Current understanding of the factors regulating methionine content in vegetative tissues of higher plants. *Amino Acids*, 39 (4): 917–931
- Aksoy M, Pootakham W, Grossman AR (2014). Critical function of a *Chlamydomonas reinhardtii* putative polyphosphate polymerase subunit during nutrient deprivation. *Plant Cell*, 26 (10): 4214–4229
- Bromke MA, Hesse H (2015). Phylogenetic analysis of methionine synthesis genes from *Thalassiosira pseudonana*. *Springer Plus*, 4 (1): 1–14
- Brányiková I, Maršálková B, Doucha J, Brányik T, Bišová K, Zachleder V, Vítová M (2011). Microalgae—novel highly efficient starch producers. *Biotechnol Bioeng*, 108 (4): 766–776
- Cherest H, Davidian JC, Thomas D, Benes V, Ansorge W, Surdin KY (1997). Molecular characterization of two high affinity sulfate transporters in *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics*, 145 (3): 627–635.
- David MB, Grigal DF, Ohmann LF, Gertner GZ (1988). Sulfur, carbon, and nitrogen relationships in forest soils across the northern Great Lakes states as affected by atmospheric deposition and vegetation. *Can J Forest Res*, 18 (11): 1386–1391.
- Davidian JC, Kopriva S (2010). Regulation of sulfate uptake and assimilation—the same or not the same. *Mol Plant*, 3 (2): 314–325
- De Hostos EL, Togasaki RK, Grossman A (1988). Purification and biosynthesis of a derepressible periplasmic arylsulfatase from *Chlamydomonas reinhardtii*. *J Cell Biol*, 106 (1): 29–37
- Danon A, Mayfield SP (1991). Light regulated translational activators: identification of chloroplast gene specific mRNA binding pro-

- teins. *EMBO J*, 10 (13): 3993
- Dörmann P, Benning C (2002). Galactolipids rule in seed plants. *Trends Plant Sci*, 7 (3): 112–118
- Edmunds JrLN, Jay ME, Kohlmann A, Liu SC, Merriam VH, Sternerberg H (1976). The coupling effects of some thiol and other sulfur-containing compounds on the circadian rhythm of cell division in photosynthetic mutants of *Euglena*. *Arch Microbiol*, 108 (1): 1–8
- Frank A, Cohen H, Hoffman D, Amir R (2015). Methionine and S-methylmethionine exhibit temporal and spatial accumulation patterns during the *Arabidopsis* life cycle. *Amino Acids*, 47 (3): 497–510
- Frentzen M (2004). Phosphatidylglycerol and sulfoquinovosyldiacylglycerol: anionic membrane lipids and phosphate regulation. *Curr Opin Plant Biol*, 7 (3): 270–276.
- Galili G, Amir R (2013). Fortifying plants with the essential amino acids lysine and methionine to improve nutritional quality. *Plant Biotechnol J*, 11 (2): 211–222
- Giordano M, Raven JA (2014). Nitrogen and sulfur assimilation in plants and algae. *Aquat Bot*, 118: 45–61
- Giovanelli J, Mudd SH, Datko AH (1985). Quantitative analysis of pathways of methionine metabolism and their regulation in *Lemna*. *Plant Physiol*, 78 (3): 555–560
- Grossman A, Takahashi H (2001). Macronutrient utilization by photosynthetic eukaryotes and the fabric of interactions. *Annu Rev Plant Biol*, 52: 163–210
- González BD, Casero D, Cokus S, Pellegrinib M, Merchant SS, Grossmana AR (2010). RNA-seq analysis of sulfur-deprived *Chlamydomonas* cells reveals aspects of acclimation critical for cell survival. *Plant Cell*, 22 (6): 2058–2084
- Herschbach C, van der ZE, Schneider A, Jouanin L, De Kok LJ, Rennerberg H (2000). Regulation of sulfur nutrition in wild-type and transgenic poplar over-expressing γ -glutamylcysteine synthetase in the cytosol as affected by atmospheric H₂S. *Plant Physiol*, 124 (1): 461–474
- He ML (2013). Screening of H₂ producing microalgae and physiological studies on their high H₂ photoproducer mechanism [Ph. D Dissertation]. Qingdao: Institute of Oceanography (in Chinese with English abstract) [何梅琳(2013). 高效光合产氢藻株的筛选及其产氢机制研究[博士论文]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所)]
- Hase E, Mihara S, Tamiya H (1961). Role of sulfur in the cell division of *Chlorella*, with special reference to the sulfur compounds appearing during the process of cell division II. *Plant Cell Physiol*, 2 (1): 9–24
- Hase E, Morimura Y, Mihara S, Tamiya H (1958). The role of sulfur in the cell division of *Chlorella*. *Arch Mikrobiol*, 31 (1): 87–95
- Hase E, Otsuka H, Mihara S, Tamiya H (1959). Role of sulfur in the cell division of *Chlorella*, studied by the technique of synchronous culture. *Biochim Biophys Acta*, 35: 180–189
- Jacob J, Lawlor DW (1993). *In vivo* photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves. *Plant Cell Environ*, 16 (7): 785–795
- Johnson DW, Turner J, Kelly JM (1982). The effects of acid rain on forest nutrient status. *Water Resour Res*, 18 (3): 449–461.
- Kim J, Mayfield SP (1997). Protein disulfide isomerase as a regulator of chloroplast translational activation. *Science*, 278 (5345): 1954–1957
- Koprivova A, Suter M, Den Camp RO, Brunold C, Kopriva S (2000). Regulation of sulfate assimilation by nitrogen in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 122 (3): 737–746
- Kopriva S, Rennerberg H (2004). Control of sulphate assimilation and glutathione synthesis: interaction with N and C metabolism. *J Exp Bot*, 55 (404): 1831–1842
- Li GQ, Zhu YJ, Shen XS (2005). Plant sulphur assimilation pathways and its regulation. *Plant Physiol Commun*, 41 (6): 699–704 (in Chinese) [李国强, 朱云集, 沈学善(2005). 植物硫素同化途径及其调控. *植物生理学通讯*, 41 (6): 699–704]
- Leustek T, Martin MN, Bick JA, Davies JP (2000). Pathways and regulation of sulfur metabolism revealed through molecular and genetic studies. *Annu Rev Plant Biol*, 51 (1): 141–165
- Leustek T, Saito K (1999). Sulfate transport and assimilation in plants. *Plant Physiol*, 120 (3): 637–644
- MacDonald NW, Burton AJ, Jurgensen MF, Jurgensen MF, McLaughlin JW, Mroz GD (1991). Variation in forest soil properties along a Great Lakes air pollution gradient. *Soil Sci Soc Amer J*, 55 (6): 1709–1715
- Mahler RJ, Maples RL (1986). Response of wheat to sulfur fertilization. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 17 (9): 975–988
- Marschner H (1995). Functions of mineral nutrients: macronutrients. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2nd ed. London: Academic Press, 2: 255–265
- Maruyama NA, Inoue E, WatanabeTA, 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 (2): 597–605
- Minoda A, Sonoike K, Okada K, Sato N, Tsuzukia M (2003). Decrease in the efficiency of the electron donation to tyrosine Z of photosystem II in an SQDG-deficient mutant of *Chlamydomonas*. *FEBS Lett*, 553 (1): 109–112
- Mulchick A M, Theisen M J, Essigmann B, Benning C, Garavito RM (1999). Crystal structure of SQD1, an enzyme involved in the biosynthesis of the plant sulfolipid headgroup donor UDP-sulfoquinovose. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96 (23): 13097–13102
- Neuenschwander U, Suter M, Brunold C (1991). Regulation of sulfate assimilation by light and O-acetyl-L-serine in *Lemna minor* L. *Plant Physiol*, 97 (1): 253–258
- 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 (4): 633–650
- Nixon PJ, Michoux F, Yu J, Boehm M, Komenda J (2010). Recent advances in understanding the assembly and repair of photosystem II. *Ann Bot*, 106 (1): 1–16
- Okazaki Y, Shimojima M, Sawada Y, Toyookaa K, Narisawa T, Mochida K, Tanaka H, Matsuda F, Hirai A, Hirai MY, et al (2009). A chloroplastic UDP-glucose pyrophosphorylase from *Arabidopsis*

- is the committed enzyme for the first step of sulfolipid biosynthesis. *Plant Cell*, 21 (3): 892–909
- Saito K (2004). Sulfur assimilatory metabolism. The long and smelling road. *Plant Physiol*, 136 (1): 2443–2450
- Sanda S, Leustek T, Theisen MJ, Garavito RM, Benning C (2001). Recombinant *Arabidopsis* SQD1 converts UDP-glucose and sulfite to the sulfolipid head group precursor UDP-sulfoquinovose *in vitro*. *J Biol Chem*, 276 (6): 3941–3946
- Sato N (2004). Roles of the acidic lipids sulfoquinovosyl diacylglycerol and phosphatidylglycerol in photosynthesis: their specificity and evolution. *J Plant Res*, 117 (6): 495–505
- Sato N, Tsuzuki M, Matsuda Y, Ehara T, Osafune T, Kawaguchi A (1995). Isolation and characterization of mutants affected in lipid metabolism of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Eur J Biochem*, 230 (3): 987–993
- Scott WA, Metzzenberg RL (1970). Location of aryl sulfatase in conidia and young mycelia of *Neurospora crassa*. *J Bacteriol*, 104 (3): 1254–1265
- Šetlík I, Ballin G, Doucha J, Zachleder V (1988). Macromolecular syntheses and the course of cell cycle events in the alga *Scenedesmus quadricauda* under nutrient starvation: Effect of sulphur starvation. *Biol Plant*, 30 (3): 161–169
- Shimajima M (2011). Biosynthesis and functions of the plant sulfolipid. *Prog Lipid Res*, 50 (3): 234–239
- Sugimoto K, Sato N, Tsuzuki M (2007). Utilization of a chloroplast membrane sulfolipid as a major internal sulfur source for protein synthesis in the early phase of sulfur starvation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *FEBS Lett*, 581 (23): 4519–4522
- Sugimoto K, Midorikawa T, Tsuzuki M, Sato N (2008). Upregulation of PG synthesis on sulfur-starvation for PS I in *Chlamydomonas*. *Biochem Biophys Res Commun*, 369 (2): 660–665
- Trebitsh T, Danon A (2001). Translation of chloroplast psbA mRNA is regulated by signals initiated by both photosystems II and I. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (21): 12289–12294
- Vauclare P, Kopriva S, Fell D, Suter M, Sticher L, Ballmoos PV, Krähenbühl 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 (6): 729–740
- Vítová M, Bišová K, Kawano S, Zachleder V (2015). Accumulation of energy reserves in algae: From cell cycles to biotechnological applications. *Biotechnol Adv*, 33 (6): 1204–1218
- Wang MJ, Xu YC (2011). Sulfur effect on crop growth and its development progress. *J Liaoning Agric Coll*, 13 (1): 13–15 (in Chinese) [王敏杰, 徐延驰(2011). 硫元素对作物生长发育的影响研究进展. 辽宁农业职业技术学院学报, 13 (1): 13–15]
- Wang QR, Lin B (1999). Effect of sulfur stress on ultrastructure and sulfur distribution in vegetative and reproductive parts of oilseed rape. *J Plant Nutr Fert*, 5 (1): 46–49 (in Chinese) [王庆仁, 林葆(1999). 硫胁迫对油菜超微结构及超细胞水平硫分布的影响. 植物营养与肥料学报, 5 (1): 46–49]
- Warman PR, Sampson HG (1994). Effect of sulfur additions on the yield and elemental composition of canola and spring wheat. *J Plant Nutr*, 17 (11): 1817–1825
- Westerman S, Stulen I, Suter M, Brunold C, De K LJ (2001). Atmospheric H₂S as sulphur source for *Brassica oleracea*: consequences for the activity of the enzymes of the assimilatory sulphate reduction pathway. *Plant Physiol Bioch*, 39 (5): 425–432
- Wykoff DD, Davies JP, Melis A, Grossman AR (1998). The regulation of photosynthetic electron transport during nutrient deprivation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol*, 117 (1): 129–139, 157
- Wang QM, Cao JS (2001). Progress of studies on glucosinolates and its application on the of breeding vegetable crops. *Acta Hort Sin*, 28 (suppl): 669–675 (in Chinese with English abstract) [汪俏梅, 曹家树(2001). 芥子油苷研究进展及其在蔬菜育种上的应用前景. 园艺学报, 28 (增刊): 669–675]
- Xu DQ (2013). Mechanism: Photosynthetic Apparatus. *Photosyntheticology*. 1st ed. Beijing: Science Press [许大全(2013). 机制: 光合机构. 光合作用学. 第一版. 北京: 科学出版社, 118–119]
- Yildiz FH, Davies JP, Grossman AR (1994). Characterization of sulfate transport in *Chlamydomonas reinhardtii* during sulfur-limited and sulfur-sufficient growth. *Plant Physiol*, 104 (3): 981–987
- Yang W, Hou HT, Feng FY, Xu YN, Li LB, Kuang TY (2003). The biosynthesis and function of sulfoquinovosyl diacylglycerol. *Chin Bull Bot*, 20 (1): 103–114 (in Chinese with English abstract) [杨文, 候海彤, 冯福应, 许亦农, 李良璧, 匡廷云(2003). 硫代异鼠李糖甘油二酯(SQDG)的生物合成与功能. 植物学通报, 20 (1): 103–114]
- Zhang ZD, Shrager J, Jain M, Chang CW, Vallon O, Grossman AR (2004). Insights into the survival of *Chlamydomonas reinhardtii* during sulfur starvation based on microarray analysis of gene expression. *Eukaryot Cell*, 3 (5): 1331–1348
- Zhang Q, Lee BR, Park SH, Zaman R, Avicé JC, Ourryc A, Kim TH (2015). Sulfate resupply accentuates protein synthesis in coordination with nitrogen metabolism in sulfur deprived *Brassica napus*. *Plant Physiol Biochem*, 87: 1–8
- Zhu FY (2008). Effect of sulphur deficiency on glucosinolate content in *Brassica napus* [Master Dissertation]. Harbin: Northeast Forestry University (in Chinese with English abstract) [朱凤羽(2008). 硫缺乏对油菜芥子油苷含量的影响[硕士论文]. 哈尔滨: 东北林业大学]

Physiological and biochemical response of plants and algae in response to deprivation sulfur

WANG Qian-Ya, ZHANG Ying, YUAN Chao-Jie, LI Ai-Fen*, ZHANG Cheng-Wu

Jinan University, Research Center of Hydrobiology, Guangzhou 510632, China

Abstract: Sulfur has an important physiological function on the growth and development of algae and plants, and it is the following fourth essential middle-nutrients of nitrogen, phosphorus and potassium. The physiological and biochemical functions of algae and plants have been affected seriously by sulfur deficiency, and therefore algae and plants have generated several corresponding responses to react sulfur deprivation: adjusting metabolic pathways and increasing the capacity of the cell for transporting and assimilating exogenous sulfate; enhancing sulfoquinovosyl diacylglycerol (SQDG) and secondary metabolites of endogenous sulfur utilization; changing photosynthetic membrane structure and the efficiency of photosynthesis has reduced, and the rate of cell growth and division has also subjected to certain restrictions. This paper aims to discuss several response mechanisms in algae and plants under sulfur deprivation.

Key words: sulfur deprivation; sulfur transport and assimilation; metabolic pathways; cell growth and division

Received 2015-12-21 Accepted 2016-01-09

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41176105) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (Grant No. 21614101).

*Corresponding author (E-mail: tiger@jnu.edu.cn).