

# 植物硫元素代謝與調控因子

蕭政弘

## 摘 要

硫為植物體 6 大巨量元素之一，其含量在植體通常為乾重之 0.2~0.5%，硫為含硫氨基酸(甲硫氨酸及半胱氨酸)、谷胱甘肽(glutathione)、植絡素(phytochelatin, PCs)、如類脂酸(lipoic acid)、輔酶 A (Coenzyme A, COA)和許多次及產物如十字花科硫配醣體(glucosinolate)及蔥屬植物之半胱胺酸亞砷(cysteine sulfoxides)之組成成分，因此許多十字花科作物，如雲臺屬之甘藍、油菜、芥菜等及蘿蔔屬之蘿蔔與蔥科的蔥、蒜、洋蔥及韭菜等需硫最大。谷胱甘肽 (glutathione) 及植絡素 (phytochelatin, PCs) 等硫衍生物在植物去毒作用 (detoxification) 及外生性物質 (xenobiotics) 分解之重要性逐漸被瞭解，且谷胱甘肽可做為植物體硫貯藏之型態、還原態硫之運輸型態及硫同化作用之調節訊息。硫雖然為必要元素，但硫缺乏一直不如氮、磷、鉀缺乏那麼普遍，而且硫肥廣泛存在於許多化肥及有機肥中，降雨、降塵及灌溉水也提供作物補充硫之機會，以致於掩蓋作物對硫之注意。隨著環境整治，肥料投入種類之多樣化、作物產量提高及氮肥施用量之增加，不少國家及地區不斷有缺硫影響作物品質之報導。近年硫對植物之重要性，隨著其所伴隨之基因-蛋白質-代謝產物及產物生理作用之逐漸被瞭解，而受到重視。如谷胱甘肽在抗氧化之表現及植絡素在植物重金屬之耐受性，且隨其同化機制被一一解開，將可透過栽培調整及基因工程，提高植物對缺硫或重金屬等不利生育環境下的抗性。

## 前 言

硫在自然界為最不穩定的元素，通常以單質硫、硫化物、硫酸鹽以及與碳和氫結合的有機態存在。其在地球元素含量列為第 13 位。可以各種不同之氧化狀態存在環境中，在自然界硫的主要來源包括：1. 火山噴發物。2. 自然界式煉油場之酸性氣體。3. 含硫化物之礦物。4. 與方解石及石膏結合之硫酸鹽。5. 煤中的鐵礦(FeS<sub>2</sub>)。

6.煤中的有機硫，原油式瀝砂(tar sand)(Nriagu, 1978)。7.動物及植物的殘留物及產物。在地球硫的積貯主要在地殼(Lithosphere)約為  $24.3 \times 10^{18}$  kg、海洋為  $1.3 \times 10^{18}$  kg、大地層則為  $4.8 \times 10^9$  kg (Stevenson, 1986)。少量硫以氣態氧化物或硫化氫( $H_2S$ )氣體形式存在火山，這些不同硫化物之來源交互作用，構成了地球上硫之循環(sulfur cycle)。人類工業活動以後，燃燒煤炭、原油和其它含硫物質使二氧化硫( $SO_2$ )排入大氣，其中許多又被雨水帶回大地。濃度高時形成酸雨(曹與梁，2003)。土壤中之硫可分為有機態硫及無機態硫兩大部份，多數土壤表層無機硫只是全硫之一小部份，大部份以有機型態存在(Balon *et al.*, 1986)。其中有機硫為 93% (Stevenson, 1986)，土壤中硫不論有機或無機硫多呈氧化態，從硫酸( $H_2SO_4$ )的+6 價到硫化物(Sulfide)的-2 價態，並可有固、液、氣三種型態。硫在大氣圈、生物圈和土壤圈的循環比較複雜，大多數土壤中的硫存在於有機物、土壤溶液中及附於土壤複合體上。硫是蛋白質成分，蛋白質返回土壤轉化為腐植質後，大部分硫仍保持為有機結合態。土壤無機硫包括易溶硫酸鹽、吸附態硫酸鹽、與碳酸鈣其沈澱的難溶硫酸鹽和還原態無機硫化合物。土壤粘粒和有機質無法吸附易溶硫酸鹽，所以它留存於土壤溶液中，並隨水運動，容易被淋洗，這就是表土通常含硫低的原因。

## 內 容

### 一、根與葉對硫的吸收

當硫缺乏時，其典型的特徵為幼葉開始呈現淡綠色，由於成熟葉片則仍保持綠色。這種現象與葉片缺磷及缺氮不同，在這兩種元素缺乏時，老葉之細胞則會分解含磷及氮化合物，並將其運移到幼葉，使幼葉維持脆綠。而硫則不具這種能力，這被認為植物體內缺乏活化硫酸鹽積池(sulfate pool)，過去有關硫酸鹽吸收、運輸及貯藏之機制，受限於無法分析完整之細胞及液泡，然近期有關硫在細胞膜運移已由柱花草(*Stylosanthes hamata*)被成功分析(Smith *et al.*, 1995)。硫酸根( $SO_4^{2-}$ )為最氧化態之硫，硫主要以帶負電之硫酸根( $SO_4^{2-}$ )被根部所吸收，根部對硫酸根具有很強之親合性及吸收率，硒酸鹽( $SeO_4^{2-}$ )對  $SO_4^{2-}$  的吸收有競爭性的抑制(Cram, 1983)。細胞內已有的  $SO_4^{2-}$  濃度和其代謝產物影響  $SO_4^{2-}$  的吸收，當細胞內  $SO_4^{2-}$  的濃度低時對  $SO_4^{2-}$  的吸收速率大，反之，則對  $SO_4^{2-}$  的吸收降低，出現回餽抑制。Jensen 等人(1982)指出，小麥根對  $SO_4^{2-}$  吸收的調節作用是由於根細胞內  $SO_4^{2-}$  濃度

的改變引起了轉運蛋白的構象變化，使得  $\text{SO}_4^{2-}$  轉運蛋白(transporter)的活性發生改變。細胞內的  $\text{SO}_4^{2-}$  部分存在於液泡中，Cram 氏並指出在胡蘿蔔根中  $\text{SO}_4^{2-}$  通過細胞膜和液泡膜都是主動運轉，但  $\text{SO}_4^{2-}$  通過原生質膜的流入速率比通過液泡膜要高 2~10 倍，但  $\text{SO}_4^{2-}$  的還原速率比  $\text{SO}_4^{2-}$  通過細胞膜和液泡膜的流入速率低得多，所以  $\text{SO}_4^{2-}$  的還原速率不影響  $\text{SO}_4^{2-}$  在細胞質膜或液泡膜的流入。相比之下  $\text{SO}_4^{2-}$  通過液泡膜的流入易受內部  $\text{SO}_4^{2-}$  或半胱氨酸濃度的調節。葉片可以吸收空氣中的硫化物，吸收最多的是  $\text{SO}_2$ ，當土壤中硫供應不足時，生物產量受空氣中  $\text{SO}_2$  的供應調節。當空氣中  $\text{SO}_2$  含量為 0.1~0.05 ppm 時，在土壤中  $\text{SO}_4^{2-}$  供應充足的條件下，棉花植株中的硫約有 30% 是來自空氣中  $\text{SO}_2$ 。在土壤中硫供應不足的條件下，來自空氣中的硫占 50%。 $\text{SO}_2$  主要通過氣孔進入葉內。由於  $\text{SO}_2$  可以溶於角質層，所以通過角質層進入葉內的數量也相當可觀，據估算可佔進入葉內  $\text{SO}_2$  總量的 30% (張, 1987)。因氣孔會關閉，而  $\text{SO}_2$  透過角質層可連續進行，在生長旺盛季節，有的植物透過角質層擴散進入葉內的  $\text{SO}_2$  可達總量的 50%，目前對  $\text{SO}_2$  進入葉肉細胞的機理，動力學和調節作用還不了解。空氣  $\text{SO}_2$  濃度達到 0.5 ppm 時大多數植物即受害，濃度越大危害越嚴重， $\text{SO}_2$  進入葉內與  $\text{H}_2\text{O}$  生成  $\text{HSO}_3^-$ ，再氧化成  $\text{SO}_4^{2-}$ 。據研究， $\text{SO}_2$  主要的危害是引起膜脂的過氧化(Peiser and Yang, 1979)，破壞了細胞的膜系統。

## 二、硫的運輸

硫酸根( $\text{SO}_4^{2-}$ )亦發現於木質部及韌皮部之汁液中，因此硫在植物體內的運輸主要是以  $\text{SO}_4^{2-}$  的形式進行，有機硫運輸的形式主要是半胱氨酸、甲硫氨酸和谷胱甘肽，其中谷胱甘肽占 67%，甲硫氨酸占 27%，光胱氨酸占 2-8%。目前已知主要認為根系吸收  $\text{SO}_4^{2-}$  主要是由轉運蛋白(transporters)所主導，根吸收的  $\text{SO}_4^{2-}$  在木質部中運輸到地上部，運輸的速度每小時可達 40 公分。照光增加  $\text{SO}_4^{2-}$  的運輸速率，光的作用可能是使氣孔開張和增加蒸散作用(Smith and Cheema, 1985)。當硫酸根由根部被吸收後，然後被送到植物體各部，根部最初硫吸細胞膜上之轉運蛋白(transporters)出現於根表皮之最外層，維管束細胞膜上之轉運者則負責長距離之運移，負責硫同化作用之葉肉細胞膜上運轉蛋白通常伴隨著光合作用。細胞膜上硫之轉運者被歸類為質子與硫酸根轉運蛋白(proton/sulfate cotransporters)，透過此轉運蛋白，此蛋白可能為  $3\text{H}^+/\text{SO}_4^{2-}$  transporters，調控及活化硫之吸收，驅動此吸收

作用為細胞間(transmembrane)之質子梯度差。因此硫吸收之轉運蛋白為受 pH 值所調控，質子梯度主要由細胞膜上之 ATPase 所產生。除與硫酸根轉運蛋白外，陰離子通道(anion channels)及 ABC protein 與草酸/硫酸根轉運蛋白(oxaloacetate/sulfate transporter)在硫的運輸上亦扮演調節之角色，唯目前有關這些轉運蛋白之瞭解所仍極待探討(Satio, 2004)。SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>和有機硫化物由葉片運出則是透過韌皮部。用 35 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>供給菸草和蓖麻的葉片，放射性硫很快分布到植物的各部，並積累在根和葉的分生組織中(Bonas, 1982)。給菜豆餵以 35 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>，在光照下和在黑暗中很快進行轉化，首先形成 35 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>，部分還原為有機硫化物。植株單片葉處於 35 SO<sub>2</sub>的環境中，可觀察到根周圍和其生長的營養液中有 35 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>存在。整株植物置於 SO<sub>2</sub>中，根周圍的 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>含量增高，可見植物的地上部遭受 SO<sub>2</sub>氣體處理後可轉運到根，並釋放到土壤中。

### 三、硫轉運蛋白

自從 1995 年 Smith 與 Cheema 自柱花草(*Stylosanthes hamata*)選殖到 3 個硫轉運蛋白的 cDNA 後，迄今已有阿拉伯芥、大麥、玉米、小麥、水稻、番茄及馬鈴薯等多種植物的硫轉運蛋白被選殖，其中又以阿拉伯芥被選殖之基因最多共有 14 個基因被發現(Yoshimoto *et al.*, 2002)。經由核酸序列之比對發現，目前所發現植物中之硫轉運蛋白基因與其他種類生物之硫轉運蛋白基因具有高度之保留性，因此將植物中硫轉運蛋白其歸為 sulP transporter family 之一員(Loughlin, 2002)。Hawkesford (2003)依其(deduced amino acid sequences)並被歸類為 5 個亞群(subfamilies)分別為 SULTR1 到 SULTR5，這個分類並指出不同亞群之不同功能及催化特性。SULTR1 為具有高度親和性(affinity)之運轉蛋白，在阿拉伯芥當土壤中硫酸根耗盡時，SULTR1,1 及 SULTR1,2 被誘導，而這些運轉蛋白主要位於根的表皮細胞，因此可以馬上反應，自根圈吸收硫酸根(Takahashi *et al.*, 2000)植物根部對 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>表現出高度親和性，其 km 值為 9 μM，但在葉片則表現出低的親和性其 km 值為 100 μM (Smith *et al.*, 1997)，造成這種情形之原因，可能是由不同轉運蛋白所控制，並造成不同部位對 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>之親和性不同，高度親合之運轉者 SULTR1,3 位於韌皮部，主要負責長距離的運輸，將硫由來源器官(source organs)根，運到積貯器官(sink organs)如葉與莖。SULTR2 及 SULTR3 亞群，屬於低親合性之運轉者，這類轉運者，主要位於維管束組織，其被推定可能與植物細胞間隙(apoplast)內硫酸

根，運移到維管束細胞有關。SULTR4 轉運者亞群，最初被認為與質體之硫吸收有關，但目前被證實為參與液泡到細胞質間可由硫酸之運移。SULTR5 最近根據兩個阿拉伯芥之基因組資料庫而被提出，目前對其所伴演之供能所知不多(Hawkesford, 2003)。硫之轉運蛋白擁有 12 membrane-spanning domains (MSDs)。並且屬於陽離子/溶質共同轉運者(cation solute cotransporters)(Saito, 2000)，但 SULTR5 除外。在其 MSD2 可以發現共有序列(consensus sequence, PROSITE motif)，通常都將其定為轉運蛋白序列，利用原位突變可以發現 MSD2 上脯氨酸-144 突變會影響硫之運輸，其中以 MSD2 為硫之運輸之最基本結構，MSD1 之脯氨酸-120 及 MSD1 之脯氨酸-160 突變亦嚴重影響硫之運輸(Shelden *et al.*, 2001)，靠近 MSDs 膜內之 MSD1 上接有 100 氨基酸為此轉運蛋白之 N 端，MSD12 上接有 150 氨基酸為此轉運蛋白之 C 端(Hawkesford, 2003)，此端被稱為 STAS domain 在其環上具有保守性高度磷酸化之絲氨酸殘基，此端被認為與細胞內核苷酸連接。精氨酸抑制劑至基苯甲酸醛(phenylglyoxal)亦影響硫轉運蛋白(Clarkson *et al.*, 1992)。

#### 四、硫轉運蛋白基因的調控

目前對硫轉運蛋白基因的調控研究主要集中在轉錄階段，Smith 等(1997)在改變植物營養狀況的狀態下，透過穩定表達硫轉運蛋白 mRNA 的動力學研究發現，mRNA 在根系中的更新很快，這些結果說明植物直接透過轉錄水平的調控而迅速改變其根系對  $\text{SO}_4^{2-}$  的吸收速率，以快速適應外界環境的變化。硫轉運蛋白基因表達的調控可能受負調控和正調控兩條路徑控制。在負調控路徑中，硫轉運蛋白基因主要受植物體硫含量的控制。Smith 等研究說明當植物外源硫受到限制時，柱花草硫轉運蛋白 SHST1、SHST2 及大麥 HuST1 基因的 mRNA 含量和根系吸收  $\text{SO}_4^{2-}$  的能力都迅速增加，同時其體內硫的含量和可溶性還原硫成分，如 Cys 和谷胱甘肽均明顯減少；當恢復供應硫後，硫轉運蛋白的 mRNA 則迅速減少，同時植體內硫含量及含硫有機成分相應增加，說明這些硫轉運蛋白基因受負向抑制。正調控途徑是在供以充足硫的大麥培養基添加 O-乙醯絲氨酸的實驗而得到證實。研究結果發現，添加 O-乙醯絲氨酸後大麥的 HuST1 的 mRNA、植物體內 Cys 和谷胱甘肽的含量都明顯升高。說明 O-乙醯絲氨酸抵銷外在硫供應對硫轉運蛋白的負向調控，以上調控方式在低親和硫轉運蛋白的研究中出現了一些例外。如柱花草的 SHST3 和阿拉伯芥 AST68 在根和芽中都有表達，但在缺硫條件下這些基因在芽中

的表達都未表現出負調控。SHST3 基因的研究說明，至少在缺硫開始階段，它在葉組織中的表達很可能受到硫的正向調控(Smith *et al.*, 1995)。儘管二者在根中的表達受到的調控方式與高親和性蛋白相似。但 SHST3 的轉錄產物在硫嚴重缺乏時比 SHST1 和 SHST2 要少，而 AST68 的 mRNA 卻增加了 9 倍，說明對該類型硫轉運蛋白影響更大的是植物體的硫含量，而不是外在硫供應的變化。

## 五、硫酸根活化與還原

在進行同化作用前  $\text{SO}_4^{2-}$  必須被活化成 APS(adenosine -5'-phosphosulfate)，在此時  $\text{SO}_4^{2-}$  會與磷酸殘基以無水鍵(anhydride bond)結合，同時消耗 1ATP 並伴隨 pyrophosphate 之釋放。這個步驟由 ATP sulfurylase 所催化為硫同化獨特之起始步驟。產生之 APS 後被 APS reductase 進一步還原或經由 APS kinase 而被磷酸化。APS kinase 催化 APS 產生 PAPS，PAPS 為活化態，可藉由 sulfotransferase 催化各種不同化合物之 sulfation(硫酸化)，諸如核黃素(flavonoids)、硫配醣體(glucosinolates)及茉莉酸(jasmonates)。由於 ATP sulfurylase 之反應為可逆，因此其產物 APS 最好能很快被 APS reductase 及 APS kinase 所催化。APS 然後經由 APS reductase 然後轉換形成亞硫酸鹽( $\text{SO}_3^{2-}$ )，最後產生硫化物( $\text{S}^{2-}$ )，所有整個過程耗掉 1 個 ATP 及 8 個電子硫化物最後會與 O-acetyl-ser (OAS)作產最後形成半胱氨酸(cysteine)。其中僅有小部份之 APS 會形成 -phosphoadenosine-5'-phosphosulfate (PAPS)。半胱氨酸為最主要成份，用以產生各種不同的還原態硫，如甲硫氨酸(Met)；還原谷胱甘肽(GSH)、植絡素(phytochelatins)及硫配醣體(glucosinolates)，儘管 Cysteine 在植物體之轉換率很快，在細胞內自由態之 Cys 多維持在 20  $\mu\text{M}$ ，而 GSH 則為 10mM 以上(Leustek *et al.*, 2000; Saito, 2000)。ATP sulfurylase 之活性被發現於葉綠體及細胞質中，目前在阿拉伯芥中發現 4 個 ATP sulrylase 基因，其基因密碼為 plastidic forms，利用 4 種不同的轉譯起始子，發現細胞質內的 ATP sulfurylase 為同功異構酶，可能由其中一基因而來。因此 APS 還原成為亞硫酸鹽之發生處為質體，而細胞質內 ATP sulfurylase 所伴演角色目前仍不清楚(Satio, 2004)。植物的 ATP sulfurylase 其 mRNA 表現相當穩定當植物產生硫饑餓及缺少還原硫的供應時，如 Cys 或 glutathione 時，其 mRNA 表現會增加，雖然 mRNA 之表現可以被重新誘導。但相對增加幅度不大，其可增加 2 倍或更少，而這種調節主要的位置在根部。在轉殖的煙草細胞培養，其過度表現阿拉伯芥的 ATP

sulfurylase，但無法增加硫的同化作用(Hatzfeld *et al.*, 1998)。相反地，轉基因印度芥菜，在過度表現阿拉伯芥之 ATP sulfurylase 時可以增加 Glutathione 並增加對  $\text{SeO}_4^{2-}$  之抗性(Pilon-Smits *et al.*, 1999)。 $\text{SeO}_4^{2-}$  與  $\text{SO}_4^{2-}$  相當類似，印度芥菜可以經由硫的代謝途徑將其陽氧化降低對植物之毒害。

## 六、亞硫酸鹽的還原

亞硫酸還原酵素主要存在植物之質體，包含光合作用細胞及非光合作用細胞。此時所用之電子主要由光合作用 PSI 之鐵硫蛋白(ferredoxin, Fd)所提供，在非光合作用細胞則由 NADPH 所提供。適當連結不同之 Fd 之同構物，Fd-NADP+reducase 及 nitrite reductase 對增加亞硫酸之還原效率相當有效，此外參與 NADPH-dependent 之亞硫酸還原反應之 R-FNR/Fd III (root Fd-NADP<sup>+</sup>/Fd III) 與 L-FNR/Fd I (leaf-Fd-NADP<sup>+</sup>/Fd I)，強烈受到 NADPH/NADP<sup>+</sup> 之比值影響，其原因在於此酵素需要高比例之 NADPH 以透過 ferredoxin 還原 FNR(Yonekura-sakakibara *et al.*, 2000)。APS reductase 為相當獨特之酵素，在所有細菌(enterobacteria)中並無發現，然而 APS 需要活化更多的 PAPS 以產生更多之 sulfite，APS reductase 有一個輸送的胜肽可以允許成熟的蛋白可以轉送到質體，使 PAPS 得以還原成爲 sulfite。在植體中 APS reductase 為同源聚合物(homo dimer)，通常會以雙硫鍵與半胱氨酸殘基連結在一起。成熟的 APS reductase 包含兩個不同的 domain，其 N 端可以重組 APS reductase，而 C 端則與 thioredoxin 表現出同源性，可做爲 glutaredoxin 還原 GSH 時之電子提供者 (Bick *et al.*, 1998)。APS reductase 催化作用時需要硫醇(thiol-dependent)並使用 2 個電子還原 APS 成爲 sulfite。亞硫酸亦可以直接作爲硫的捐贈者。與 UDP-Glc 作用合成 UDP-sulfoquinovose (6-deoxy-6-sulfo-Glc)(Sanda *et al.*, 2001)，UDP-sulfoquinovose 為硫脂(sulfolipid)及 sulfoquinovosyl diacylglycerol 之前驅物，主要出現在光合作用之細胞膜上。

## 七、半胱胺酸之形成

SAT (ser acetyltransferase)和 OAS-lyase (cys synthesis)存在於植物細胞之葉綠體、粒腺體中(Saito, 2000)，可將硫化物  $\text{S}^{2-}$  併入氨基酸之  $\beta$ -position，並形成半胱胺酸為硫同化作用之最後一步，2 個酵素參與其中，分別爲 SAT 及 OAS lyase，這兩個酵素存在植物細胞主要 3 個部份，分別爲葉綠體、質體及粒腺體(Saito, 2000)，相較於  $\text{SO}_4^{2-}$  之還原僅能於質體中進行。SAT 催化絲氨酸(serine)及乙醯輔酶 A

(acetyl-CoA)形成 OAS，且這個作用與氮及硫的代謝有關，SAT 在硫的同化作用中扮演調節的角色，SAT 和 OAS-lyase 間的交互作用在 Cys 合成調節具關鍵性。OAS-lyase 的濃度大約是 SAT 的 300 倍，遠遠超過 SAT 的濃度(Droux, 1998)。這表明只有一部分 OAS-lase 與 SAT 組成酵素複合體，酵素複合體 OAS-lyase 的催化活性顯著下降，使其正向調節酵素複合體中 SAT 的活性，而大量的游離的 OAS-lyase 起催化 Cys 合成作用。酵素複合體的穩定性受 OAS 和硫化物的負向控制。硫缺乏誘導 OAS 積累，從而使複合體解離，進而削弱 SAT 的活性，最終導致 OAS 合成減少；反過來，增加硫素供應又促使硫化物積累，形成酶複合體，催化 OAS 合成最終產生 Cys。5 個有關 SAT 之 gene 在阿拉伯芥基因組中被發現 (Hell *et al.*, 2002)，由其 3 種同功異構酵素扮演 OAS 形成之 3 個不同之同功異構酵素存在細胞質、質體及粒腺體中，其中一種之酵素活性由 L-Cys 進行異位調節(allosteric)之回饋抑制，但 D-Cys、Met 和 GSH 並不抑制 OAS 合成(Satio, 2004)。

## 結 語

在過去十幾年中，人們對硫同化機制、硫同化基因和蛋白質及其調節已進行了廣泛且深入的研究，並從許多植物中選殖與硫代謝的基因和蛋白質，對硫代謝的調控也有了一定的了解。但研究結果仍然分散，硫同化調控機制目前仍還不完善，尚待新的訊息分子和轉換路徑的發現，但硫對植物之重要性，隨著其所伴隨之基因-蛋白質-代謝產物及產物生理作用之逐漸被瞭解，而受到重視，目前除氮磷鉀外硫被認為是第四大重要元素。如谷胱甘肽在抗氧化之表現及植物螯合肽在植物重金屬之耐受性，越來越受到重視，隨著其同化機制被一一解開，將可透過栽培調整及基因工程的段改善特定植物生理或品種的基因結構，提高植物對缺硫或重金屬等不利環境下的抗性，自然界硫的循環及其與人類工業活動的關係相當密切，在維護和改善生態環境之同時，如何取得平衡亦是重要課題。

## 參考文獻

1. 李國強、朱雲集、沈學善 2005 植物硫素同化途徑及其調控 植物生理學通訊 41(6): 699-704。

2. 曹恭、梁鳴早 2003 硫-平衡栽培體系中植物必需的中量原素 土壤肥料 1: 2-4。
3. 謝瑞芝、董樹亭、胡昌浩 2002 植物硫素營養研究之進展 中國農學通報 18(2): 65-69。
4. 張英聚 1987 植物的硫營養 植物生理學通訊 2: 9-15。
5. 陳昕、王保莉、曲東 2004 植物硫轉運蛋白之研究進展 西北植物學報 24(10): 1966-1971。
6. 孫雪梅、楊志敏 2006 植物之硫同化及其相關酶活性在鎬脅迫下的調節 植物生理及分子生物學學報 32(1): 9-16。
7. Balon, N. S., J. K. Syers, and R. W. Tillman. 1986. Ionic strength effects on surface charge and adsorption of phosphate and sulfate by soil. *J. Soil. Sci.* 37: 379-388.
8. Bick J. A, F. Åslund, Y. Chen, and T. Leustek. 1998. Glutaredoxin function for the carboxyl-terminal domain of the plant-type 5'-adenylylsulfate reductase. *Proc Natl Acad Sci.* 95(14): 8404-8409.
9. Bonas, U., K. Schmitz, H. Rrennenberg, and L. Bergmann. 1982. Phloem transport of sulfur in *Ricinus*. *Planta.* 155: 82-88.
10. Clarkson, D. T1, J. M. Hawkesford, J. C. Davidian, and C. Grignon. 1992. Contrasting responses of sulphate and phosphate transport in barley (*Hordeum vulgare* L.) roots to protein-modifying reagents and inhibition of protein synthesis. *Planta.* 187: 306-314.
11. Cram, J. 1983. Characteristics of sulfate transport across plasmalemma and tonoplast of carrot root cells. *Plant Physiol.* 72: 204-211.
12. Droux, M., M. L. Ruffet, R. Douce, and D. Job. 1998. Interactions between serine acetyltransferase and O-acetylserine (thiol) lyase in higher plants--structural and kinetic properties of the free and bound enzymes. *Eur. J. Biochem.* 255: 235-245.
13. Leustek T. and K. Satio. 1999. Sulfate transport and assimilation in plant. *Plant Physiol.* 120: 637-643.
14. Leustek T, M. N. Martin, J. A. Bick, and J. P. Davies. 2000. Pathways and regulation of sulfur metabolism revealed through molecular and genetic studies. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.* 51: 141-165.

15. Loughlin, P., M. C. Shelden, M. L. Tierney, and S. M. Howitt. 2002. Structure and function of a model member of the SulP transporter family. *Cell Biochemistry and Biophysics* 36(2-3): 183-190.
16. Hatzfeld Y, N. Cathala, C. Grignon, and J. C. Davidian, 1998. Effect of ATP sulfurylase overexpression in bright yellow 2 tobacco cells. Regulation of ATP sulfurylase and  $\text{SO}_4^{2-}$  transport activities. *Plant Physiol.* 116: 1307-1313.
17. Hawkesford, M. J. 2003. Transporter gene families in plants: the sulphate transporter gene family: redundancy or specialization? *Physiol Plant* 117: 155-163.
18. Hell R., R. Jost, O. Berkowitz, and Wirtz M. 2002. Molecular and biochemical analysis of the enzymes of cysteine biosynthesis in the plant *Arabidopsis thaliana*. *Amino Acids.* 22: 245-257.
19. Peiser, G. D. and S. F. Yang. 1979. Ethylene and ethane production from sulfur dioxide-injured plants. *Plant Physiol.* 63: 142-145.
20. Pilon-Smits E. A. H, S. B. Hwang, C. M. Lytle, Y. L. Zhu, J. C. Tai, R. C. Bravo Y. C. Chen, T. Leustek, and N. Terry. 1999. Overexpression of ATP sulfurylase in Indian mustard leads to increased selenate up-take, reduction, and tolerance. *Plant Physiol.* 119: 123-132.
21. Saito, K. 2000. Regulation of sulfate transport and synthesis of sulfur-containing amino acids. *Current Opinion Plant Biol.* 3: 188-195.
22. Satio, K. 2004. Sulfur assimilatory metabolism. The long and smelling road. *Plant Physiol.* 136: 2443-2450.
23. Sanda S., T. Leustek, M. J. Theisen, R. M. Garavito, and C. Benning. 2001. Recombinant *Arabidopsis* SQD1 converts UDP-glucose and sulfite to the sulfolipid head group precursor UDP-sulfoquinovose in vitro. *J Biol Chem.* 276: 3941-1946.
24. Shelden, M. J., P. Loughlin, M. L. Tierney, and S. M. Howitt. 2001. Proline residues in two tightly coupled helices of the sulphate transporter SHST1, are important for sulphate transport. *Biochem. J.* 356: 589-594.
25. Smith, F. W., M. J. Hawkesford, P. M. Ealing, D. T. Clarkson, B. PJ. Vanden, A. R. Belcher, and Warrilow AG 1997. Regulation of expression of a cDNA from barley roots encoding a high affinity sulfate transporter. *Plant J.* 12: 875-884.

26. Simth, I. K. and H. K. Cheema. 1985. Sulphate transport in to plants and excised roots of soy bean (*Glycine max* L.). *Annals of Botany* 56: 219-224.
27. Smith, F. W., P. M. Ealing, M. J. Hawkesford, and D. T. Clarkson. 1995. Plant members of a family of sulfate transporters reveal functional subtypes. *Pro. Natl. Acad. Sci.* 92: 9373-9377.
28. Smith, F. W., M. J. Hawkesford, I. M. Prosser, and D. T. Clarkson. 1997. Isolation of a cDNA from *Saccharomyces cerevisiae* that encodes a high affinity sulphate transporter at the plasma membrane. *Mol. Gen. Genet.* 6: 709-715.
29. Stevenson, F. J. 1986. Cycles of soil-carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients. John Wiley & Sons Inc. p:286-297.
30. Takahashi H., T. A. Watanabe, F. W. Smith, K. M. Blake, M. J. Hawkesford and K. Saito 2000. The roles of three functional sulphate transporters involved in uptake and translocation of sulphate in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 23: 171-182.
31. Yonekura-Sakakibara K., Y. Onda, T. Ashikari, Y. Tanaka, T. Kusumi, and T. Hase. 2000. Analysis of reductant supply systems for ferredoxin-dependent sulfite reductase in photosynthetic and nonphotosynthetic organs of sulfite reductase in photosynthetic and nonphotosynthetic organs of maize. *Plant Physiol.* 122: 887-894.
32. Yoshimoto, N., H. Takahashi, F. W. Smith, T. Yamaya, and K. Saito. 2002. Two distinct high-affinity sulfate transporters with different inducibilities mediate uptake of sulfate in *Arabidopsis* roots. *Plant J.* 29: 465-473.