

7. 硫酸イオンの輸送機構

丸山, 明子
九州大学大学院農学研究院

<https://hdl.handle.net/2324/7177150>

出版情報 : Journal of the science of soil and manure, Japan. 92 (2), pp.121-128, 2021-04-05. 日本
本土壌肥料学会

バージョン :

権利関係 : © 2021 Japanese Society of Soil Science and Plant Nutrition



7. 硫酸イオンの輸送機構

丸山明子

キーワード 硫黄, 硫酸イオン, 輸送体, トランスポーター, SULTR

1. はじめに

硫黄(S)は全ての生物にとっての必須多量元素であり、硫黄栄養条件は作物の生産性や品質に大きく影響する (Leustek *et al.*, 2000; Saito, 2004; Hell *et al.*, 2010; Takahashi *et al.*, 2011). 植物はタンパク質構成アミノ酸であるシステインやメチオニンを環境中の硫酸イオンを基に生合成するため、生体内の硫黄はタンパク質中に多く含まれる (Long *et al.*, 2015; 桜井ら, 2008). また、植物由来の含硫化合物には、酸化還元物質であるグルタチオン、補酵素類であるアセチル CoA やビタミン B₁ (チアミン)、ピオチンなど、生命活動に必須な含硫代謝物が多くある (Noctor *et al.*, 2011; Long *et al.*, 2015). 加えて、植物種に特異的な硫黄代謝物としてアブラナ科植物のグルコシノレートやネギ属植物のアリインなどが知られている (Halkier and Gershenzon, 2006; Long *et al.*, 2015). これらは病害虫への忌避物質として働く他、人間にとってはガンや各種炎症性疾患に対する予防効果を示すことでも知られている.

硫黄は取りうる価数の幅が+6 から-2 と広く、反応性の高い元素である. 土壌中では、多くが硫酸イオン (SO_4^{2-}) として存在しており、硫酸イオンは植物が利用しうる主要な化学形態でもある. 一方で酸化型の硫黄は硫酸酸性土壌などの環境問題の原因ともなる (Long *et al.*, 2015). 植物や微生物は、環境中の硫酸イオンを細胞内に取り込み、-2 価の還元型硫黄を含むシステインを生合成する. 私たち人類を含む動物は、硫黄を同化することができないため、自身の生存に必須なメチオニンやタンパク質を植物から摂取する. 動物の排泄物や動植物の死骸に含まれる含硫代謝物は、微生物による分解や自然酸化により再び硫酸イオンとなる. つまり植物は、無機硫黄を有

機硫黄に同化する主たる担い手として自然界の硫黄循環に大きく貢献している. ここでは、硫黄同化の始まりである硫酸イオンを植物がどのように獲得し、体内に分配するのか、その仕組みと制御機構について、主にモデル植物であるシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) を用いて得られた知見を概説する.

2. 植物における硫黄同化

硫酸イオン輸送について論じるにあたり、まずは硫酸イオンがシステインへと同化される過程について概説する (図1). 細胞内に取り込まれた硫酸イオンは、ATP スルフリラーゼ (ATP Sulfurylase, APTS) の触媒反応により ATP と反応し、アデノシン 5'-ホスホ硫酸 (APS) を生じる. APTS とその活性は、色素体と細胞質に存在する (Leustek *et al.*, 2000; Hell *et al.*, 2010; Bohrer

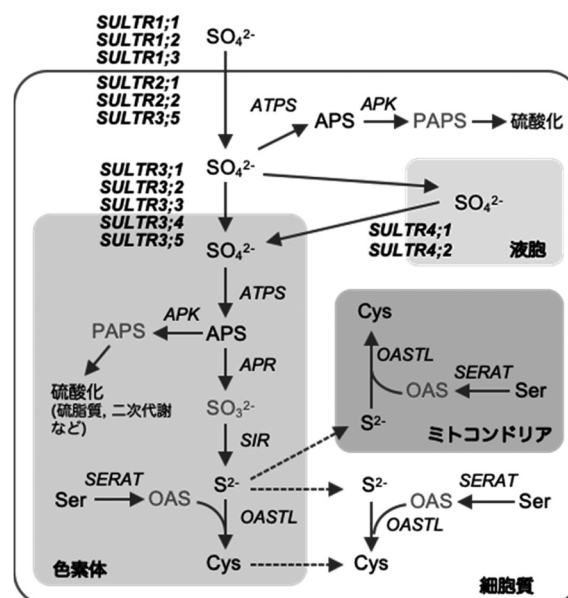


図1 細胞への硫酸イオン輸送と硫黄同化

APS: アデノシン 5'-ホスホ硫酸, PAPS: 3'-ホスホアデノシン 5'-ホスホ硫酸, Ser: セリン, OAS: O-アセチルセリン, Cys: システイン, SULTR: 硫酸イオントランスポーター, APTS: ATP スルフリラーゼ, APR: APS 還元酵素, SIR: 亜硫酸還元酵素, SERAT: セリンアセチル転移酵素, OASTL: システイン合成酵素

Akiko MARUYAMA-NAKASHITA: 7. Sulfate uptake and distribution in plants

九州大学大学院農学研究院 (819-0395 福岡県福岡市西区元岡 744)

Corresponding Author: 丸山明子 amaru@agr.kyushu-u.ac.jp
2020 年 8 月 27 日受付・2020 年 9 月 14 日受理

日本土壌肥科学雑誌 第92 巻 第2 号 p. 121~128 (2021)

et al., 2014). 細胞質で生じた APS は, APS キナーゼ (APS Kinase, APK) により硫酸化反応の基質である 3'-ホスホアデノシン 5'-ホスホ硫酸 (PAPS) へと変換される (Leustek *et al.*, 2000). APS は, APS 還元酵素 (APS Reductase, APR) の働きにより亜硫酸イオン (SO_3^{2-}) へと変換される. この反応には還元力としてグルタチオンが用いられる. APR の転写産物量が硫黄欠乏に応じて著しく増加することから, APR は植物の硫黄同化効率の調節に重要であると考えられている. APR は色素体に局在する (Leustek *et al.*, 2000; Saito, 2004; Hell *et al.*, 2010). APS は色素体内においても PAPS 合成の基質となるため, この反応は硫黄同化効率を決定する鍵となる.

生じた亜硫酸イオンは, 亜硫酸還元酵素 (Sulfite Reductase, SIR) の働きにより硫化物イオン (S^{2-}) へと変換される. SIR は, フェレドキシン, または NADPH を還元力として利用する (Yonekura-Sakakibara *et al.*, 2000). フェレドキシンが光合成の電子伝達系に由来する一方, NADPH は解糖系からも供給される. このため, 硫黄の同化は地上部のみならず根などの非光合成器官でもなされることが考えられる. SIR もまた色素体に局在する. SIR の発現量が低下すると植物の生育が抑制されることから (Khan *et al.*, 2010), この反応もまた硫黄同化の調節や植物の生育に重要である.

上記の還元反応により生じた硫化物イオンは, O-アセチルセリン (OAS) と反応し, システインへと同化される. この反応を触媒するのがシステイン合成酵素 (OAS Thiol Lyase, OASTL) である (Takahashi *et al.*, 2011). OAS は, セリンからセリンアセチル転移酵素 (Serine Acetyl-Transferase, SERAT) の触媒反応によって合成される. SERAT および OASTL は, 細胞質, 色素体, ミトコンドリアに局在する (Leustek *et al.*, 2000; Saito, 2004; Hell *et al.*, 2010). 従って, 硫酸イオン還元までとは異なり, それぞれの細胞内区画でシステインの合成が可能であ

る. OAS の供給とシステイン合成は OASTL と SERAT との相互作用によって調節される (Heeg *et al.*, 2008; Wirtz *et al.*, 2010). 硫黄同化の過程とその調節については他の総説も参照されたい (Takahashi, *et al.*, 2011; 吉本ら, 2016; Maruyama-Nakashita and Ohkama-Ohtsu, 2017).

3. 植物の硫酸イオン輸送体: 輸送機構と構造

硫酸イオンは硫酸イオントランスポーター (SULTR, Sulfate Transporter) によって吸収・輸送される (図1; 図2; Smith *et al.*, 1995; Takahashi *et al.*, 1997). 他の輸送体と同様, SULTR は複数の疎水性領域を持ち, そのアミノ末端とカルボキシル末端には親水性領域が存在する. SULTR は膜を約12回貫通しており, 硫酸イオンはこの膜貫通領域が形成するトンネル状の構造を通過する. 末端の親水性領域は膜の細胞質側に露出しており, カルボキシル末端には SULTR に特徴的な STAS (Sulfate Transporter and Anti-Sigma factor antagonist) ドメインを持つ (Aravind and Koonin, 2000). 真核生物のトランスポーターの多くは, 生体膜を挟んだプロトン (水素イオン; H^+) の濃度勾配に起因する電気化学ポテンシャルを利用する事で, 濃度勾配に逆らった物質輸送を担う (Alberts *et al.*, 2010). SULTR も細胞外プロトンとの共輸送により硫酸イオンを細胞内へと移動させる (Smith *et al.*, 1995).

植物に存在する各 SULTR の機能は, モデル植物であるシロイヌナズナを中心に解析されてきた. シロイヌナズナには12種の SULTR が存在し, これらはアミノ酸配列の類似性に基づき4つのグループに分類される (図2; Takahashi *et al.*, 2012; 丸山, 2015). このうちグループ1および2に属する SULTR については硫酸イオン吸収活性が示されている (Takahashi *et al.*, 2000; Shibagaki *et al.*, 2002; Yoshimoto *et al.*, 2002, 2003). グループ1の SULTR は, 細胞外に存在する μM オーダーの硫酸

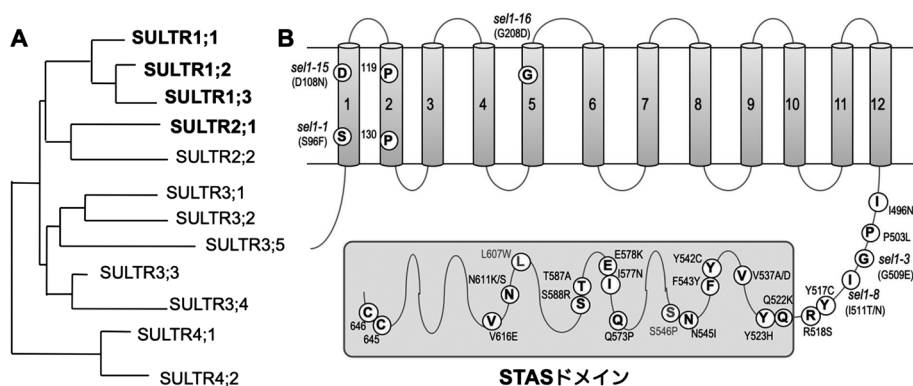


図2 シロイヌナズナの硫酸イオン輸送体 (SULTR) (A) および SULTR1:2 の二次構造 (B)

(A) シロイヌナズナの SULTR. アミノ酸配列の相同性から4つのグループ (SULTR1, SULTR2, SULTR3, SULTR4) に分けられ, 各グループ内で通し番号が付されている. (B) 硫酸イオン輸送活性に調節的な役割を果たすアミノ酸残基を○と1文字表記で示した. 数字はアミノ末端からの順番を, 数字右側のアルファベットは変異した後のアミノ酸を示す. 細胞膜への局在に必要な残基 (S546, L607) をグレー, 硫酸イオン輸送活性に必要な残基を黒で示す (Shibagaki *et al.*, 2002, 2010; Rouached *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2014).

イオンを吸収する高親和型の輸送体である。グループ2のSULTRは、mMオーダーの吸収を担う低親和型の輸送体である。SULTRの高次構造は解かれていないものの、硫酸イオン吸収活性に必要な多くのアミノ酸残基がSULTR1;2を中心に特定されている(図2B)。これらは酵母やシロイヌナズナを用いた解析から明らかにされており、膜貫通領域およびSTASドメインで多く同定されている(図2B; Shelden *et al.*, 2001; Shibagaki *et al.*, 2002, 2004, 2006; Rouached *et al.*, 2005)。SULTR1;2のSTASドメインは細胞質型のOASTLと相互作用する事で硫酸イオン吸収とシステイン合成活性を適切に保つ事が知られている(Shibagaki *et al.*, 2010)。硫酸イオンを過剰に与えた時の形質が変化する硫黄栄養応答欠損変異株の原因遺伝子がSULTR1;2であった事から、SULTR1;2が硫酸イオンの受容体としても働くと考えられている(Zhang *et al.*, 2014)。

4. 根からの硫酸イオン吸収

シロイヌナズナに12種ものSULTRが存在することからも分かるように、高等植物は多くのSULTRを有する。これは、長距離輸送や細胞内輸送を含め、植物の体制や環境変化に応じた硫酸イオンの輸送を可能にするためであると考えられる。ここからは各SULTRの植物体内における働きを概説する。

シロイヌナズナに存在するSULTRのうち、根表面からの硫酸イオン吸収を担うのが、高親和型の輸送体SULTR1;1とSULTR1;2である(図3)。これらは根の最外層に相当する表皮細胞と皮層細胞の細胞膜に局在し、低濃度の硫酸イオンを細胞内に取り込む(Takahashi *et al.*, 2000; Shibagaki *et al.*, 2002; Yoshimoto *et al.*, 2002)。SULTR1;1とSULTR1;2の転写産物量は、環境中の硫黄量が減少すると著しく増加する。この応答により低濃度の硫酸イオンを効率的に吸収する事ができる。実際にSULTR1;1, SULTR1;2の二重欠損変異株は、硫黄が十分

にある環境下でも野生型株と比べて生育が抑制され、硫黄が少ない環境下ではさらに生育が抑制される(Yoshimoto *et al.*, 2007; Barberon *et al.*, 2008)。二重欠損変異株では硫酸イオンの吸収活性がほとんど認められないことから、硫酸イオンの獲得にこれらのSULTRが必須であることが分かる。

SULTR1;1とSULTR1;2はどちらも土壌中からの硫酸イオン吸収に働くが、これらの間にも役割分担があるようである。硫黄が十分にある条件でもSULTR1;2は発現するが、SULTR1;1の転写産物はほとんど認められない(Takahashi *et al.*, 2000; Shibagaki *et al.*, 2002; Yoshimoto *et al.*, 2002)。また、SULTR1;2の欠損株では硫酸イオンの吸収活性が半分以下に減少し、植物体の生育も抑制されるのに対し(Shibagaki *et al.*, 2002; Yamaguchi *et al.*, 2016)、SULTR1;1の欠損はどちらにも影響を及ぼさない(Takahashi *et al.*, 2000; Yoshimoto *et al.*, 2002, 2007)。これらの事実は、硫黄が十分にある環境下では主にSULTR1;2が硫酸イオン吸収を担う事を示している。表皮細胞における発現組織にも違いがあり、SULTR1;2が専ら非根毛細胞で発現するのに対して、SULTR1;1の発現は根毛細胞で認められる(Kimura *et al.*, 2019)。また、SULTR1;1の転写産物量が硫酸イオン濃度と逆相関を示すのに対し、SULTR1;2の転写産物量は多量栄養素全般の不足により増加する(Rouached *et al.*, 2008)。硫黄が不足した際のSULTR1;1とSULTR1;2の発現は、どちらもコード領域よりも上流の配列によって誘導される(Maruyama-Nakashita *et al.*, 2004a, b)。SULTR1;1の上流域に存在する硫黄栄養応答配列(SURE11; Sulfur Responsive Element of SULTR1;1)が同定されている(Maruyama-Nakashita *et al.*, 2005)。一方でこの配列はSULTR1;2の上流域には存在しない。また、硫黄不足時のSULTR1;1の発現誘導にタンパク質脱リン酸化酵素の活性が必要であることが示唆された一方、SULTR1;2はタンパク質脱リン酸化酵素阻害剤の影響を受けなかった(Maruyama-Nakashita *et al.*, 2004a)。両者の発現特性の違いが様々な環境に応じた硫酸イオン吸収の調節を可能にしていると考えられる。今後のより明確な解析結果が待たれる。

SULTR1;1, SULTR1;2の二重欠損株においても硫酸イオンの吸収活性は完全には失われず、硫黄不足による吸収活性の増加もわずかながら認められる(Yoshimoto *et al.*, 2007; Barberon *et al.*, 2008)。最近、低親和型のSULTRであるSULTR2;1が硫黄不足時の硫酸イオン吸収に寄与する事が示された(図3; Maruyama-Nakashita *et al.*, 2015)。SULTR2;1の根における転写産物量は、SULTR1;1やSULTR1;2と同様に硫黄不足に応じて著しく増加する。この増加を担うのがSULTR2;1の下流域であり、この領域は根の皮層でもSULTR2;1の発現を誘導する。SULTR2;1の下流域へのT-DNA挿入株では、硫黄不足に応じたSULTR2;1の発現上昇が起らず、硫黄不

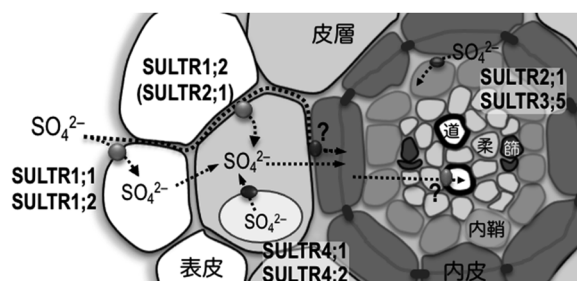


図3 根における水平方向の硫酸イオン輸送

硫酸イオンは根の表皮や皮層でSULTR1;1, SULTR1;2により吸収される。硫黄が不足した条件ではSULTR2;1も吸収に働き、液胞に貯蔵された硫酸イオンがSULTR4;1やSULTR4;2を介して細胞質へと輸送される。内皮細胞より内側の細胞層ではシンプラスト経路で維管束細胞へと輸送され、導管への排出を経て地上部へと輸送される。導管への排出に働くSULTRは不明である。

足時の硫酸イオン吸収活性も野生型株の9割程度に減少する。

硫酸イオン吸収への菌根菌の寄与も示されている。マメ科のモデル植物である *Medicago truncatula* やミヤコグサ (*Lotus japonicus*) に存在する *SULTR1;1*, *SULTR1;2* の相同遺伝子は、菌根共生後に発現が確認される (Casieri *et al.*, 2012; Giovannetti *et al.*, 2014)。ミヤコグサ *SULTR1;2* の上流域のもとで β -グルクロニダーゼ (GUS) を発現させると、実際に菌根共生した細胞で GUS 活性が検出される (Giovannetti *et al.*, 2014)。つまり、菌根菌が獲得した硫酸イオンを植物が積極的に利用している事が示唆される。植物が菌根共生により硫酸イオンや含硫アミノ酸の一部を獲得している事も報告されている (Allen and Shachar-Hill, 2009)。

5. 導管を介した地上部への硫酸イオン輸送

シロイヌナズナの根は水平方向に連なる同心円状の細胞層から成り、中心部に位置する維管束には水分や養分の器官間長距離輸送を担う導管や篩管が存在する。根の細胞層のうち内皮細胞同士が接する細胞壁には、カスパー帯と呼ばれるバリアーが存在するため、根の表面から吸収された硫酸イオンは、内皮細胞までは細胞外空間であるアポプラストを通じて受動的に移動できるものの、内皮細胞より内側の細胞層に到達するためには、内皮細胞またはそれよりも外側に位置する表皮細胞や皮層細胞の細胞内に取り込まれる必要がある (図3)。導管液中の硫黄はほとんどが硫酸イオンの形態で存在し (mM オーダー)、システインやグルタチオンも μ M オーダーで検出される (Mendoza-Cozatl *et al.*, 2008; Honsel *et al.*, 2012; Yamaguchi *et al.*, 2016)。

SULTR1;1 と *SULTR1;2* によって根の細胞内に取り込まれた硫酸イオンは、細胞内空間の連続であるシンプラストを介した輸送により木部柔細胞に到達する。木部柔細胞は導管に隣接する生きた細胞であるが、導管自体は原形質を欠く死細胞であるため、木部柔細胞から導管へと硫酸イオンが積み込まれるためには、細胞膜を介して硫酸イオンが排出される必要がある (図3)。この排出を担う硫酸イオン輸送体は同定されていない。導管内の硫酸イオン濃度は木部柔細胞内よりも低いため、受動的な輸送系が働く可能性も指摘されている (Takahashi, 2019)。

導管に輸送された硫酸イオンは、葉表面からの蒸散によって生じる導管内の上方向への流れによって地上部へと輸送される。木部柔細胞から導管への排出や導管を介した輸送の過程で、硫酸イオンの一部は細胞外に漏れ出すことがある。低親和型輸送体である *SULTR2;1* と *SULTR3;5* は、木部柔細胞の細胞膜に局在し、細胞外に漏れ出した硫酸イオンを木部柔細胞に回収することで、硫酸イオンの導管への輸送効率を上げる (Takahashi *et al.*, 2000; Kataoka *et al.*, 2004a; Maruyama-Nakashita *et al.*, 2015)。酵母で発現させた際、*SULTR2;1* は単独でも硫酸イオ

ン輸送活性を持つが、*SULTR3;5* は単独では硫酸イオン輸送活性を示さない。興味深い事に、*SULTR3;5* を *SULTR2;1* と共に酵母内で発現させると、*SULTR2;1* の硫酸イオン吸収活性が高まる (Kataoka *et al.*, 2004a)。環境中の硫黄量が減少すると、*SULTR2;1* の転写産物量、地上部への硫酸イオン輸送活性は著しく増加する (Takahashi *et al.*, 2000; Kataoka *et al.*, 2004a; Maruyama-Nakashita *et al.*, 2015)。酵母内で *SULTR2;1* の発現量を増加させると *SULTR3;5* による吸収活性の促進効果も高まることから、硫黄不足時には木部柔細胞でも同様に硫酸イオンの再吸収が高まり、結果として地上部への硫酸イオン輸送が促進されると推定されている (Kataoka *et al.*, 2004a)。*SULTR3;5* の欠損株では地上部への硫酸イオン輸送活性が低下する事もこの可能性を支持している (Kataoka *et al.*, 2004a)。

6. 細胞内の硫酸イオン輸送

硫酸イオンの還元は色素体内で起こる。従って、硫黄同化には細胞質から色素体への硫酸イオン輸送が必須となる。葉緑体をはじめとする色素体への硫酸イオン輸送について、*SULTR3;1* が色素体包膜に局在する事、単離葉緑体への硫酸イオン輸送を担う事が報告されている (図1; Cao *et al.*, 2013)。また最近になり、他のグループ3に属する *SULTR* も同様に機能する事が報告されている (Chen *et al.*, 2019)。一方で、前述の *SULTR3;5* や後述する *SULTR3;4*、イネにおける *SULTR3;3* や *SULTR3;4* のホモログが細胞膜に局在する事が報告されており、これらの組織・細胞内局在については更なる検討が必要と考えられる (Kataoka *et al.*, 2004a; Zhao *et al.*, 2016; Yamaji *et al.*, 2017; Ding *et al.*, 2019)。また、シロイヌナズナに存在する5種の *SULTR3* を欠損した株から単離した葉緑体でも野生型株の半分程度の硫酸イオン吸収活性を示すことから (Chen *et al.*, 2019)、*SULTR3* の他にも色素体への硫酸イオン輸送を担う輸送体が存在すると考えられる。

硫黄量が十分である時には、余剰の硫酸イオンは液胞に貯蔵される。液胞内は pH5.5 程度と細胞質よりもプロトン濃度が高いため、細胞質から液胞への硫酸イオン輸送には液胞膜内外の電位差を利用する未知の輸送体が働くと考えられている (Takahashi *et al.*, 2019)。硫黄が不足すると、液胞内に貯蔵された硫酸イオンが細胞質へと排出される。液胞膜に局在する *SULTR4;1* と *SULTR4;2* の転写産物量は、硫黄不足により著しく増加する (Kataoka *et al.*, 2004b)。これらは液胞内の硫酸イオンを細胞質に排出することで、硫黄同化を補助する (図1; Kataoka *et al.*, 2004b)。*SULTR4;1* と *SULTR4;2* は、根の内鞘および木部柔細胞で特に多く発現することから、硫黄不足時にはこれらの細胞の細胞質における硫酸イオン濃度が他の細胞よりも上昇する事になる。結果として、導管への硫酸イオンの積み込み効率が上昇し、硫黄の要求量が高い地上部への硫酸イオン分配を高めると考えられる。

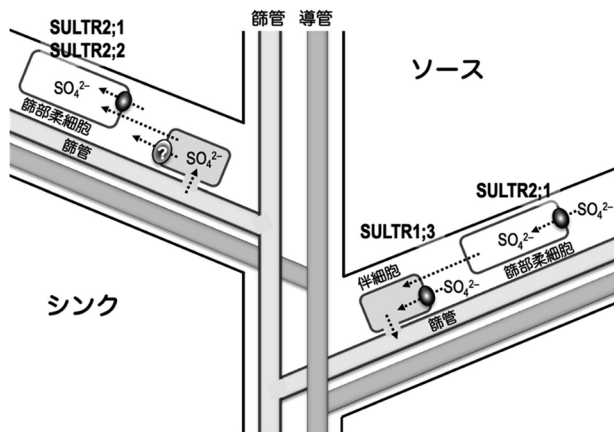


図4 篩部を介した輸送

篩部には *SULTR1;3*, *SULTR2;1*, *SULTR2;2* が発現する。*SULTR1;3* は地上部から地下部への輸送に、*SULTR2;1* は古い葉から若い葉への輸送に働くことが示されている。

7. 硫酸イオンの転流

前述の導管を介した根から地上部への硫酸イオン輸送に加え、篩管を介した長距離輸送も植物体内の硫酸イオン分配に大きく影響する。シロイヌナズナの高親和型硫酸イオン輸送体 *SULTR1;3* は、篩部伴細胞の細胞膜に局在する (図4; Yoshimoto *et al.*, 2003)。篩部伴細胞は篩管と原形質連絡でつながっており、篩部伴細胞に吸収された物質は篩管を介して輸送される。*SULTR1;3* は、地上部から地下部への硫酸イオン輸送に働く (Yoshimoto *et al.*, 2003)。輸送中に篩管から漏れ出した硫酸イオンを篩部伴細胞に取り込むことで、篩管への硫酸イオン積み込みを効率化すると考えられている。*SULTR2;2* も根の篩部に局在する (Takahashi *et al.*, 2000)。

SULTR2;1 は、根では木部柔細胞に局在するが、地上部では篩部全体 (篩管、篩部伴細胞、篩部柔細胞) に局在する (Takahashi *et al.*, 2000)。*SULTR2;1* の欠損変異株では、若い葉の硫酸イオン量が減少し、逆に古い葉の硫酸イオン量が増加したことから、*SULTR2;1* は地上部内における古い葉から若い葉への硫酸イオン輸送に働くと考えられている (Liang *et al.*, 2010)。*SULTR2;1* はまた、鞘と種子をつなぐ組織で強く発現しており、*SULTR2;1* の発現が減少した植物では種子の硫酸イオン量が減少する (Awazuhara *et al.*, 2005)。これらの知見は、グループ2の *SULTR* が篩管を介した硫酸イオンの長距離輸送に寄与することを示している。

種子への硫酸イオン輸送については、*SULTR3* や *SULTR4;1* の貢献も報告されている (Zuber *et al.*, 2010a, 2010b)。篩管や篩部伴細胞からのアンローディングに働く輸送体は未だ同定されていない (図4)。

8. 硫酸イオン輸送体の遺伝子発現制御

硫酸イオンの吸収と分配は、硫黄同化の初めのステップであるため、*SULTR* の遺伝子発現制御を含む硫黄不足に

対する植物の応答についても多くの知見が得られている。*Sulfur Limitation (SLIM) 1* は、植物固有の *EIL (Ethylene Insensitive3-Like)* ファミリーに属する転写因子であり、*SULTR1;1*, *SULTR1;2*, *SULTR4;1*, *SULTR4;2* の硫黄不足に応じた発現上昇を含む多くの硫黄栄養応答を制御する (Maruyama-Nakashita *et al.*, 2006)。一方で *SLIM1* の標的遺伝子や *SLIM1* の活性制御機構は分かっておらず、今後の解明が待たれる。*SULTR1;1* については上流域のメチル化状態による発現調節も知られている (Huang *et al.*, 2016)。植物は、利用できる硫黄が不足すると、硫酸イオンの吸収・輸送の活性化に加え、植物体内の含硫有機物の生合成や分解をも調節することでタンパク合成を保つ (Maruyama-Nakashita, 2017)。これらの知見は、将来的に硫黄同化能の高い植物や有用含硫化合物を多く含む植物の開発にもつながると期待される。

9. おわりに

硫酸イオンの吸収から植物体内の輸送に働く硫酸イオン輸送体について概説した。導管への積み込みや液胞への輸送に関わる輸送体の分子実体、葉緑体への輸送に働く *SULTR3* 以外の輸送体の解明が待たれる。また、硫酸イオン輸送活性が確認されていない *SULTR3* について、リン酸輸送に働く事が示されており (Zhao *et al.*, 2016; Yamaji *et al.*, 2017; Ding *et al.*, 2020)、*SULTR* ファミリーの機能については部分的な再考が必要と考えられる。タンパク質の構造に基づいた輸送基質や輸送機構の解明が待たれる。

本稿では取り上げていないが、硫黄の輸送形態は硫酸イオンにとどまらない。特に篩部を介した硫黄輸送はグルタチオンやS-メチルメチオニンを主な形態としてなされる (Bourgis *et al.*, 1999; Mendoza-Cozatl *et al.*, 2008; Honsel *et al.*, 2012; Gigolashvili *et al.*, 2014; Wongkaew *et al.*, 2018)。また、細胞内におけるシステイン、グルタチオンの輸送についても輸送体を含むいくつかの知見が得られている (Heeg *et al.*, 2008; Maughan *et al.*, 2010; Noctor *et al.*, 2012; Gigolashvili *et al.*, 2014)。

近年では乾燥耐性や重金属輸送などへの硫酸イオン輸送や硫黄同化、硫黄代謝や含硫化合物の貢献についても様々な報告がなされている (Batool *et al.*, 2018; Chen *et al.*, 2019; Yamaguchi *et al.*, 2020)。農業現場における硫黄の重要性も見直されつつあり、今後の研究展開が楽しみである。

謝辞：本稿で示した内容の一部は科研費 (基盤B JP17H03785) の補助を受けたものであり、ここにお礼申し上げます。

文 献

Alberts, B., Lewis, J., Raff, M., Walter, P., Roberts, K., and Johnson, A. 2010. 細胞の分子生物学 (訳：中村桂子・中塚公

- 子・宮下悦子・松原謙一・羽田裕子・青山聖子・滋賀陽子・滝田郁子), ニュートンプレス.
- Allen, J.W., and Shachar-Hill, Y. 2009. Sulfur transfer through an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol.*, **149**, 549–560.
- Aravind, L., and Koonin, E.V. 2000. The STAS domain—a link between anion transporters and antisigma-factor antagonists. *Curr. Biol.*, **10**, R53–R55.
- Awazuhara, M., Fujiwara, T., Hayashi, H., Watanabe-Takahashi, A., Takahashi, H., and Saito, K. 2005. The function of SULTR2;1 sulfate transporter during seed development in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.*, **125**, 95–105.
- Barberon, M., Berthomieu, P., Clairotte, M., Shibagaki, N., Davidian, J.C., and Gosti, F. 2008. Unequal functional redundancy between the two *Arabidopsis thaliana* high-affinity sulphate transporters SULTR1;1 and SULTR1;2. *New Phytol.*, **180**, 608–619.
- Batool, S., Uslu, V.V., Rajab, H., Ahmad, N., Waadt, R., Geiger, D., Malagoli, M., Xiang, C.-B., Hedrich, R., Rennenberg, H., Herschbach, C., Hell, R., and Wirtz, M. 2018. Sulfate is incorporated into cysteine to trigger ABA production and stomatal closure. *Plant Cell*, **30**, 2973–2987.
- Bohrer, A.S., Yoshimoto, N., Sekiguchi, A., Rykalski, N., Saito, K., and Takahashi, H. 2014. Alternative translational initiation of ATP sulfurylase underlying dual localization of sulfate assimilation pathways in plastids and cytosol in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.*, **5**, 750.
- Bourgis, F., Roje, S., Nuccio, M.L., Fisher, D.B., Tarczynski, M.C., Li, C., Herschbach, C., Rennenberg, H., Pimenta, M.J., Shen, T.-L., Gage, D.A., and Hanson, A.D. 1999. S-Methylmethionine plays a major role in phloem sulfur transport and is synthesized by a novel type of methyltransferase. *Plant Cell*, **11**, 1485–1497.
- Cao, M.J., Wang, Z., Wirtz, M., Hell, R., Oliver, D.J., and Xiang, C.-B. 2013. SULTR3;1 is a chloroplast-localized sulfate transporter in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, **73**, 607–616.
- Casieri, L., Gallardo, K., and Wipf, D. 2012. Transcriptional response of *Medicago truncatula* sulphate transporters to arbuscular mycorrhizal symbiosis with and without sulphur stress. *Planta*, **235**, 1431–1447.
- Chen, Z., Zhao, P.-X., Miao, Z.-Q., Qi, G.-F., Wang, Z., Yuan, Y., Ahmad, N., Cao, M.-J., Hell, R., Wirtz, M., and Xiang, C.-B. 2019. SULTR3s function in chloroplast sulfate uptake and affect ABA biosynthesis and the stress response. *Plant Physiol.*, **180**, 593–604.
- Ding, G., Lei, G.J., Yamaji, N., Yokosho, K., Mitani-Ueno, N., Huang, S., and Ma, J.F. 2020. Vascular cambium-localized AtSPDT mediates xylem-to-phloem transfer of phosphorus for its preferential distribution in *Arabidopsis*. *Mol. Plant*, **13**, 99–111.
- Gigolashvili, T., and Kopriva, S. 2014. Transporters in plant sulfur metabolism. *Front. Plant. Sci.*, **5**, 442.
- Giovannetti, M., Tolosano, M., Volpe, V., Kopriva, S., and Bonfante, P. 2014. Identification and functional characterization of a sulfate transporter induced by both sulfur starvation and mycorrhiza formation in *Lotus japonicus*. *New Phytol.*, **204**, 609–619.
- Halkier, B.A., and Gershenzon, J. 2006. Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **57**, 303–333.
- Heeg, C., Kruse, C., Jost, R., Gutensohn, M., Ruppert, T., Wirtz, M., and Hell, R. 2008. Analysis of the *Arabidopsis* O-acetylserine (thiol) lyase gene family demonstrates compartment-specific differences in the regulation of cysteine synthesis. *Plant Cell*, **20**, 168–185.
- Hell, R., Khan, M.S., and Wirtz, M. 2010. Cellular biology of sulfur and its functions in plants. In R. Hell and R.R. Mendel (eds.) *Cell biology of metals and nutrients, plant cell monographs* 17, p. 243–279. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Honsel, A., Kojima, M., Haas, R., Frank, W., Sakakibara, H., Herschbach, C., and Rennenberg, H. 2012. Sulphur limitation and early sulphur deficiency responses in poplar: Significance of gene expression, metabolites, and plant hormones. *J. Exp. Bot.*, **63**, 1873–1893.
- Huang, X.-Y., Chao, D.-Y., Koprivova, A., Danku, J., Wirtz, M., Müller, S., Sandoval, F.J., Bauwe, H., Roje, S., Dilkes, B., Hell, R., Kopriva, S., and Salt, D.E. 2016. Nuclear localised MORE SULPHUR ACCUMULATION1 epigenetically regulates sulphur homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet.*, **12**, e1006298.
- Kataoka, T., Hayashi, N., Yamaya, T., and 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, M.J., Yamaya, T., and Takahashi, H. 2004b. Vacuolar sulfate transporters are essential determinants controlling internal distribution of sulfate in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **16**, 2693–2704.
- Khan, M.S., Haas, F.H., Samami, A.A., Gholami, A.M., Bauer, A., Fellenberg, K., Reichelt, M., Hansch, R., Mendel, R.R., Meyer, A.J., Wirtz, M., and Hell, R. 2010. Sulfite reductase defines a newly discovered bottleneck for assimilatory sulfate reduction and is essential for growth and development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, **22**, 1216–1231.
- Kimura, Y., Ushiwatari, T., Suyama, A., Tominaga-Wada, R., Wada, T., and Maruyama-Nakashita, A. 2019. Contribution of root hair development to sulfate uptake in *Arabidopsis*. *Plants*, **8**, 106.
- Leustek, T., Martin, M.N., Bick, J.A., and Davies, J.P. 2000. Pathways and regulation of sulfur metabolism revealed through molecular and genetic studies. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **51**, 141–165.
- Liang, G., Yang, F., and Yu, D. 2010. MicroRNA395 mediates regulation of sulfate accumulation and allocation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, **62**, 1046–1057.
- Long, S.R., Kahn, M., Seefeldt, L., Tsay, Y.F., and Kopriva, S. 2015. Chapter 16 Nitrogen and Sulfur. In B.B. Buchanan, W. Gruissem and R.L. Jones (eds.) *Biochemistry & molecular biology of plants*, p. 746–768. WILEY Blackwell, Oxford, UK.
- Maruyama-Nakashita, A. 2017. Metabolic changes sustain the plant life in low-sulfur environments. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **39**, 144–151.
- Maruyama-Nakashita, A., Nakamura, Y., Tohge, T., Saito, K., and 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., and 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., and 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., and 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., and Ohkama-Ohtsu, N. 2017. Chapter 13 Sulfur assimilation and glutathione metabolism in plants. In *Glutathione in plant growth, development, and stress tolerance*, p. 287–308. Springer: New York, NY, USA.
- Maruyama-Nakashita, A., Watanabe-Takahashi, A., Inoue, E., Yamaya, T., Saito, K., and Takahashi, H. 2015. Sulfur-responsive elements in the 3'-nontranscribed intergenic region are essential for the induction of *SULFATE TRANSPORTER 2;1* gene expression in *Arabidopsis* roots under sulfur deficiency. *Plant Cell*, **27**, 1279–1296.
- Mendoza-Cozatl, D.G., Butko, E., Springer, F., Torpey, J.W., Komives, E.A., Kehr, J., and Schroeder, J.I. 2008. Identification of high levels of phytochelatin, glutathione and cadmium in the phloem sap of *Brassica napus*. A role for thiol-peptides in the long-distance transport of cadmium and the effect of cadmium on iron translocation. *Plant J.*, **54**, 249–259.
- Noctor, G., Queval, G., Mhamdi, A., Chaouch, S., and Foyer, C.H. 2011. Glutathione. *Arabidopsis Book*, **9**, 2–32.
- Rouached, H., Berthomieu, P., El Kassis, E., Cathala, N., Catherine, V., Labesse, G., Davidian, J.-C., and 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.
- Rouached, H., Wirtz, M., Alary, R., Hell, R., Bulak Arpat, A., Davidian, J.-C., Fourcroy, P., and Berthomieu, P. 2008. Differential regulation of the expression of two high-affinity sulfate transporters, *SULTR1.1* and *SULTR1.2*, in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, **147**, 897–911.
- Saito, K. 2004. Sulfur assimilatory metabolism. The long and smelling road. *Plant Physiol.*, **136**, 2443–2450.
- 桜井英博・芦原 担・高橋陽介・柴岡弘郎 2008. 植物生理学概論, 培風館.
- Shelden, M.C., Loughlin, P., Tierney, M.L., and Howitt, S.M. 2001. Proline residues in two tightly coupled helices of the sulphate transporter, SHST1, are important for sulphate transport. *Biochem. J.*, **356**, 589–594.
- Shibagaki, N., and Grossmann, A.R. 2004. Probing the function of STAS domains of the *Arabidopsis* sulfate transporters. *J. Biol. Chem.*, **279**, 30791–30799.
- Shibagaki, N., and Grossmann, A.R. 2006. The role of the STAS domain in the function and biogenesis of a sulfate transporter as probed by random mutagenesis. *J. Biol. Chem.*, **281**, 22964–22973.
- Shibagaki, N., and Grossman, A.R. 2010. Binding of cysteine synthase to the STAS domain of sulfate transporter and its regulatory consequences. *J. Biol. Chem.*, **285**, 25094–25102.
- Shibagaki, N., Rose, A., McDermott, J.P., Fujiwara, T., Hayashi, H., Yoneyama, T., and Davies, J.P. 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.
- Smith, F.W., Ealing, P.M., Hawkesford, M.J., and Clarkson, D.T. 1995. Plant members of a family of sulfate transporters reveal functional subtypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**, 9373–9377.
- Takahashi, H. 2019. Sulfate transport systems in plants: functional diversity and molecular mechanisms underlying regulatory coordination. *J. Exp. Bot.*, **70**, 4075–4087.
- Takahashi, H., Buchner, P., Yoshimoto, N., Hawkesford, M.J., and Shiu, S.H. 2012. Evolutionary relationships and functional diversity of plant sulfate transporters. *Front. Plant. Sci.*, **2**, 119.
- Takahashi, H., Kopriva, S., Giordano, M., Saito, K., and Hell, R. 2011. Sulfur assimilation in photosynthetic organisms: Molecular functions and regulations of transporters and assimilatory enzymes. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **62**, 157–184.
- Takahashi, H., Watanabe-Takahashi, A., Smith, F.W., Blake-Kalff, M., Hawkesford, M.J., and 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, J.D., Engler, G., VanMontagu, M., and 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.
- Yamaguchi, C., Khamsalath, S., Takimoto, Y., Suyama, A., Mori, Y., Ohkama-Ohtsu, N., and Maruyama-Nakashita, A. 2020. SLIM1 transcription factor promotes sulfate uptake and distribution to shoot, along with phytochelatin accumulation under cadmium stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plants*, **9**, 163.
- Yamaguchi, C., Takimoto, Y., Ohkama-Ohtsu, N., Hokura, A., Shinano, T., Nakamura, T., Suyama, A., and Maruyama-Nakashita, A. 2016. Effects of cadmium treatment on the uptake and translocation of sulfate in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.*, **57**, 2353–2366.
- Yamaji, N., Takemoto, Y., Miyaji, T., Mitani-Ueno, N., Yoshida, K.T., and Ma, J.F. 2017. Reducing phosphorus accumulation in rice grains with an impaired transporter in the node. *Nature*, **541**, 92–95.
- Yonekura-Sakakibara, K., Onda, Y., Ashikari, T., Tanaka, Y., Kusumi, T., and 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., and Takahashi, H. 2003. Phloem-localizing sulfate transporter, Sultr1;3, mediates re-distribution of sulfur from source to sink organs in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, **131**, 1511–1517.
- 吉本尚子・丸山明子・斉藤和季 2016. 植物における硫黄代謝—連載第1回 植物の硫酸イオン吸収と同化. 硫酸と工業, 平成28年7月.
- Yoshimoto, N., Inoue, E., Watanabe-Takahashi, A., Saito, K., and Takahashi, H. 2007. Posttranscriptional regulation of high-affinity sulfate transporters in *Arabidopsis* by sulfur nutrition. *Plant Physiol.*, **145**, 378–388.
- Yoshimoto, N., Takahashi, H., Smith, F.W., Yamaya, T., and Saito, K. 2002. Two distinct high-affinity sulfate transporters with different inducibilities mediate uptake of sulfate in *Arabidopsis* roots. *Plant J.*, **29**, 465–473.
- Zhao, H., Frank, T., Tan, Y., Zhou, C., Jabnour, M., Arpat, A.B., Cui, H., Huang, J., He, Z., Poirier, Y., Engel, K.-H., and Shu, Q. 2016. Disruption of OsSULTR3;3 reduces phytate and phosphorus concentrations and alters the metabolite

- profile in rice grains. *New Phytol.*, **211**, 926–939.
- Zhang, B., Pasini, R., Dan, H., Joshi, N., Zhao, Y.H., Leustek, T., and Zheng, Z.L. 2014. Aberrant gene expression in the *Arabidopsis* SULTR1;2 mutants suggests a possible regulatory role for this sulfate transporter in response to sulfur nutrient status. *Plant J.*, **77**, 185–197.
- Zuber, H., Davidian, J.C., Aubert, G., Aime, D., Belghazi, M., Lugan, R., Heintz, D., Wirtz, M., Hell, R., Thompson, R., and Gallardo, K. 2010a. The seed composition of *Arabidopsis* mutants for the group 3 sulfate transporters indicates a role in sulfate translocation within developing seeds. *Plant Physiol.*, **154**, 913–926.
- Zuber, H., Davidian, J.C., Wirtz, M., Hell, R., Belghazi, M., Thompson, R., and Gallardo, K. 2010b. Sultr4;1 mutant seeds of *Arabidopsis* have an enhanced sulphate content and modified proteome suggesting metabolic adaptations to altered sulphate compartmentalization. *BMC Plant Biol.*, **10**, 78.
- Wirtz, M., Birke, H., Heeg, C., Müller, C., Hosp, F., Throm, C., König, S., Feldman-Salit, A., Rippe, K., Petersen, G., Wade, R.C., Rybin, V., Scheffzek, K., and Hell, R. 2010. Structure and function of the hetero-oligomeric cysteine synthase complex in plants. *J. Biol. Chem.*, **285**, 32810–32817.
- Wongkaew, A., Asayama, K., Kitaiwa, T., Nakamura, S., Kojima, K., Stacey, G., Sekimoto, H., Yokoyama, T., and Ohkama-Ohtsu, N. 2018. AtOPT6 protein functions in long-distance transport of glutathione in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.*, **59**, 1443–1451.
-