



ارائه شده توسط:

سایت ترجمه فا

مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده

از نشریات معتبر

## آسیمیلایسیون نیتروژن و سولفور در گیاهان و جلبک ها

### چکیده

نیتروژن و سولفور فراوانترین ترکیبات سلولهای گیاهی و جلبک ها می باشند که به صورت  $\text{NH}_4^+$  و  $\text{S}^{2-}$  جذب می شوند. هرچند آنها (بخصوص در مورد سولفور) به صورت اکسید هم یافت شوند مثل  $\text{NO}_3^-$  و  $\text{SO}_4^{2-}$ . برخی در مسیر انتقال و آسیمیلایسیون آنها تفاوت‌های جزئی ای وجود دارد. مهمترین تفاوت در گیاهان آوندی و جلبک ها نحوه ی استفاده از نیتروژن و سولفور است. با این وجود، در مورد تنظیم آنها احتمالات بیشتری وجود دارد. مصداق این امر، آسیمیلایسیون نیترات در گیاهان توسط فسفوریلاسیون تنظیم می شود. در جلبک ها، تنظیم ردوکس اهمیت بیشتری پیدا می کند. مشابه این امر، احیای سولفات دارای یک مرحله ی اساسی کنترل در سطح APS ردوکتاز در گیاهان عالی است. در حالی که اخیرا در جلبک ها تنظیم ردوکس برای ATP سولفوریلاز فرض شده است که اولین مرحله از آسیمیلایسیون سولفات است. متأسفانه، اطلاعات بدست آمده از آسیمیلایسیون نیتروژن و سولفات مربوط به تعداد کمی از گونه ها (مثل *Chlamydomonas reinhardtii*, *Arabidopsis thaliana*) می باشد. این امر خصوصا در مورد سولفور صحت دارد.

کلمات کلیدی : تغذیه، نیتروژن، گوگرد، جذب، ادغام، سیگنالینگ

### 2. سولفور و نیتروژن در گیاهان و جلبک ها

استوکیومتری گیاهان و جلبک ها نشان می دهد که نیتروژن و سولفور بیشترین ترکیب در سلول های فتوسنتزی هستند. هزینه ی آسیمیلایسیون نیتروژن و سولفور در استوکیومتری چندان زیاد نیست (جدول 1). در شرایط کاهش انرژی برای انجام مسیر سولفور و نیتروژن رقابت بوجود می آید و میزان این رقابت به توانایی انعطاف استوکیومتری سلول در حضور عناصر موجود در محیط و میزان کسب و آسیمیلایسیون آنها بستگی دارد. هزینه ی آسیمیلایسیون زمانیکه در ساقه های گیاهان آوندی خشک زی انجام می شود افزایش می یابد. محلی است که نیترات و سولفات معمولا آسیمیله می شوند. آسیمیلایسیون نیترات و سولفات  $\text{OH}^-$  تولید می کند. با اینکه  $\text{OH}^-$  تولید شده در ریشه

ها اکثرا در خاک آزاد می شود، اکثر  $\text{OH}^-$  تولید شده در ساقه ها در نتیجه ی آسیمیلاسیون نترات و سولفور درون گیاه باقی مانده و توسط اسیدهای آلی بی اثر می شوند. هزینه ی انرژی بی اثر کردن  $\text{OH}^-$  به طور مستقیم از احیا کننده ای فتوسنتزی برداشت می شود. فرار از اسید اضافی تولید شده در نتیجه ی آسیمیلاسیون آمونیوم و دی نیتروژن سخت است و این امر محدود به ریشه ها، جایی که آمونیوم یا نترات می توانند با خروج پروتون ها به ریشه جذب شوند، است.

	Cost of the assimilation of 1 mole of $\text{CO}_2$ , $\text{NO}_3^-$ or $\text{SO}_4^{2-}$		Cost of $\text{CO}_2$ , $\text{NO}_3^-$ or $\text{SO}_4^{2-}$ assimilation in kJ according to average elemental stoichiometry, assuming $P=1$	
	ATP equivalents	kJ mol <sup>-1</sup>	Marine phytoplankton	Herbaceous plants
$\text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_2\text{OP}$	11	605	75,020	87,120
$\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NH}_4^+$	41	2205	26,080 (48% of C assimilation)	28,350 (44% of C assimilation)
$\text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{Cys}$	33	1815	2360 (3% of C assimilation)	1561 (1.8% of C assimilation)

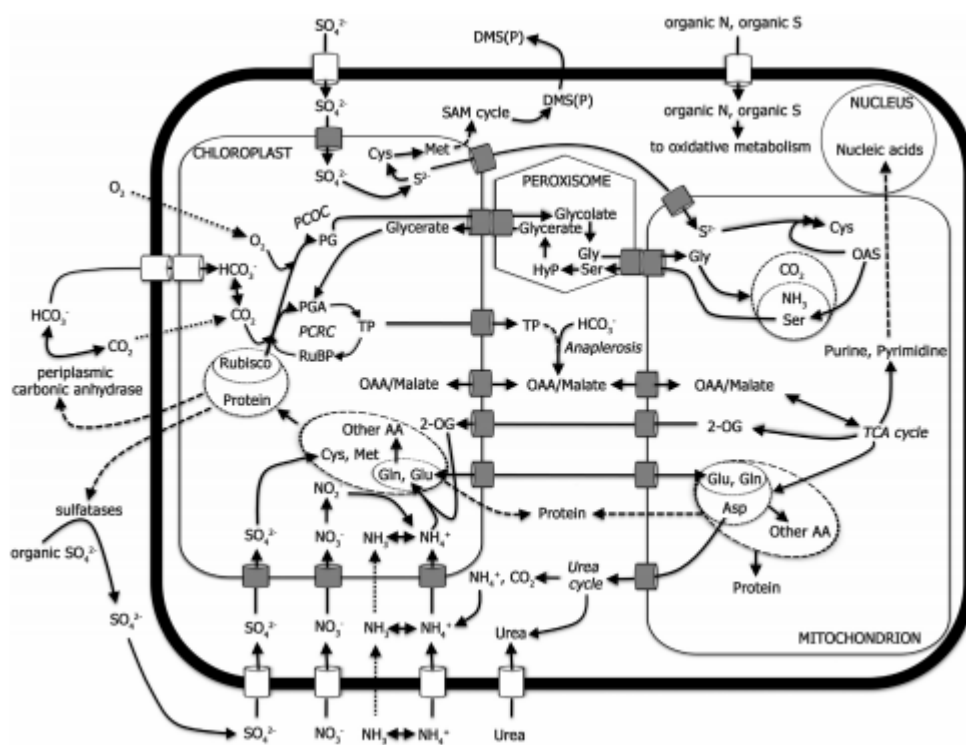
جدول 1 .

نیتروژن و سولفات دو ترکیب ضروری از ترکیبات حدواسط متابولیسم اولیه هستند، هردو در آمینواسیدها و پروتئین ها، اسیدهای نوکلئوتید (شامل  $\text{ADP/ATP}$ ،  $\text{NAD(P)H/ NAD(P)}^+$  و اسیدهای نوکلئیک)؛ نیتروژن و سولفات در ویتامین ها و نیتروژن در فتوتروف ها، کلروفیل ها و کروموفورهای فیکوبیلین یافت می شوند.

در مواد موثر در رشد مثل ایدول استیک اسید و سیتوکینین ها نیتروژن برای توسعه ی امبریوفیت ها (رویان رست، گیاهان نوع Embryobionta که رویان آنها در داخل تخم محصور است) و برخی جلبک ها ضروری است. هم نیتروژن و هم سولفور در مکانیسم پاسخ به تغییر شرایط محیطی (زیستی و غیر زیستی) نقش دارند. پاسخهای آنها شامل تغییرات کیفی و کمی در ترانس کریپتوم نیتروژن و پروتئوم نیتروژن و سولفور است. در اسمولایتهایی مثل گلايسين بتائين (نیتروژن) و دی متیل سولفونیوپروپیونات (سولفور) در مواد مرتبط با رشد مثل اکسین و سیتوکینین (نیتروژن) در ترکیباتی مثل گلوکاتایون (نیتروژن و سولفور) که در تنش های اکسیداتیو یافت می شوند. در شلاتورهای فلزات سنگین مثل متیلوتیونین و فیتوکلاتین ها (نیتروژن و سولفور) و در ترکیبات دفاعی علیه بیوفازها، انگل ها و علفخوارها (نیتروژن و سولفور) وجود دارد.

نیتروژن اغلب ماده ی محدودی در سطح زمین و دریا است. کمبود سولفور موجب محدود شدن رشد در گیاهان خشکی می شود. خصوصا در کشت های وسیعی که کود نیتروژن استفاده می شود و همچنین بعد از استفاده از

پروتوکل اسلو در سال 1979 میزان  $SO_2$  کاهش یافت. امروزه گیاهان ساکن آب ندرتا دچار کمبود سولفور می شوند. با این وجود این امر همیشه صادق نیست، زیرا غلظت سولفور از دوره ی مزوزوئیک در اقیانوس ها بیش از چند بار از حد ماکزیمم بالاتر رفته است. اگرچه، پروتوکل اسلو موجب کاهش سولفات در آب های تازه ی اروپا و امریکای شمالی شد، بعد از آن نشانه های کاهش سولفور در دریاچه های آفریقا پدیداکثر شد. که نشان از مصرف کم سولفور داشت، اما نیتروژن در بیان اکثر پروتئین های ریبوزومی باکتریایی شامل سیانوباکتریهای آب های تازه و دریایی استفاده می شد. حضور بیش از اندازه ی سولفور در اقیانوس ها دو مزیت دارد. برای مثال، کاهش نیاز به سولفاتاز خارج سلولی (هنوز در ژنوم برخی جلبکهای دریایی آریل سولفاتاز وجود دارد.) و برای شباهت زیاد ناقل ها (که در کلامیدوموناس بیان می شوند، اما نه در *Dunaliella salina*). کاهش مکرر نیتروژن در اقیانوس ها ممکن است موجب کاهش دیازوترافی<sup>1</sup> آهن و فسفر شوند.



شکل 1 .

<sup>1</sup> دیازو (دارای دو اتم ازت که مستقیماً با یک ریشه ی آلی ترکیب شده است)

در گیاهان  $\text{NO}_3^-$  به عنوان ترکیب اسمزی عمل کرده و می تواند در واکوئل ها تا بیش از 100mM تجمع یافته و تورگور را کنترل کند. تجمع نیترات واکوئلی برای برخی از ماکروآلجی ها نیز اتفاق می افتد؛ مثلا در گونه ی لامیناریا و فوکوس غلظت نیترات داخلی بیش از 10 بار بیشتر از نیترات محیط خارج در زمستان، زمانی که رشد کمتر است، می باشد. این منبع نیترات در بهار و تابستان کاهش می یابد.

تجمع سولفات و ذخیره ی آن در واکوئل گیاهان آوندی شناخته شده است. با سیستم های برون شارشی که در تونوپلاست قرار گرفته، حرکت این ماده کنترل می شود. در سلولهای جلبکی ترکیبات گوگردی برای کنترل اسمز استفاده می شوند. این نقش بیشتر برای DMSP پیشنهاد می شود که در برخی جلبک ها مقدار زیادی گوگرد را در یک سلول جمع می کند. تولید DMSP با کاهش نیترات تحریک می شود، این امر این فرضیه را بوجود می آورد که در زمان اکسیژناسیون آبهای سطحی سولفور زیادی تولید می شود و همزمان نیتروژن کاهش می یابد و تولید DMSP راهی فرعی برای اسمولیتهای با اساس نیتروژن می باشد. توانایی تولید DMSP دارای مزیتهایی در زمان کاهش نیتروژن در اقیانوس است. DMSP ممکن است به عنوان منبع ذخیره ی گوگرد و کربن در سلول برای حفظ استوکیومتری مناسب در زمان کاهش نیتروژن عمل کند. گیاهان خشکی زی اکثرا فاقد توانایی تولید DMSP اند؛ تنها برخی از جنسهای آنژیوسپرم ها مثل *Saccharum*, *Spartina* و *Wollastonia* این ویژگی را دارند. اما مسیرهای بیوسنتزی متفاوتی از جلبک ها دارند. برخی ماکروآلجی های دریایی سولفات را به عنوان آنیون اصلی در خود دارند. در واکوئل، با ترکیب با پروتونها ثابت می شوند. این ترکیبات واکوئلی در برخی گونه ها مثل *Plocamiales* و *Desmarestiales* (Phaeophyceae: *Fucophyceae*) *Dictyotales* و *Rhodophyta: Florideophyceae*?) وجود دارد. دلیل اسیدی بودن واکوئل ها در حضور غلظت زیاد گوگرد هنوز مشخص نیست. دفاع علیه علفخوارها احتمالا موجب کاهش pH می شود، با این وجود این امر مشخص نمی کند که چرا سولفات علاوه بر مقدار زیادی کلراید در یک جا تجمع یافته اند. *Chara buckelii* دارای مقدار زیادی سولفات و منیزیم در واکوئل می باشد.

دیواره ی سلولی اکثر جلبکهای قرمز و قهوه ای ساکن دریا حاوی پلی مرهای گالاکتون سولفات می باشد(کارائینان، آگار، فوکوایدان). مانان های سولفات در دیاتوم ها به صورت فروستول وجود دارند. گیاعان خشکی زی فاقد پلی ساکاریدهای سولفات در دیواره ی سلولی اشان اند. اگرچه به طور متوسط در علف دریایی *Ruppia maritima* وجود دارد. فقدان این ترکیبات ممکن است از اجداد جلبکی دریایی به گیاهان ارث رسیده باشد(جلبک سبز دریایی کاریفیسه فاقد این ترکیبات در دیواره ی سلولی اش می باشد). اگرچه باید به یاد داشت که پلی ساکاریدهای سولفات ی دیواره ی سلولی در برخی ماکروآلجی های سبز دریای جنس *Ulva* و *Codium* وجود دارد. گیاهان آوندی مقدار زیادی متابولیت های سولفات تولید می کنند که اغلب در واکنش های زیستی نقش دارند.

حضور سولفولیپیدها در غشای تیلاکوئیدها اغلب وابسته به کاهش فسفر است. با توجه به شرایط رشد، غلظت سولفولیپیدها در تیلاکوئیدهای جلبک سبز نسبت به گیاهان آوندی و حتی نسبت به سیانوباکتریها و دیاتوم ها نیز بیشتر است. این امر پیشنهاد می کند که مزیت سولفولیپیدها در دیاتوم ها در تعیین دمینهای درون غشاهای تیلاکوئیدی بدون گرانول تعیین کننده ی برخی ساختارها و عملکردهای مختلف است.

### 3. منبع نیتروژن و گوگرد

#### 3.1 منبع غیرآلی نیتروژن و گوگرد

جلبک ها و گیاهان قادر به استفاده از نیتروژن مولکولی هستند زمانی که با باکتریهای دیازوتروفیک همزیست هستند یا سیانوباکتریهایی که مستقیم اینکار را انجام می دهند. مکانیسم های بیولوژیکی برای آسیملاسیون عنصر گوگرد شناخته نشده است. اگرچه جلبک ها و گیاهان میتوانند آنرا به طور مستقیم یا غیر مستقیم تولید کنند عنصری مثل گوگرد دارای فعالیت آنتی بیوفاژی است.

اکثر فرمهای معمول نیتروژن غیرآلی توسط ارگانسیم های فتوسنتز کننده مصرف می شود، بیشترین نوع این ترکیبات  $\text{NO}_3^-$  و  $\text{NH}_4^+$  و گهگاه  $\text{NO}_2^-$  است. در خاک های اکسیژن دار،  $\text{NO}_3^-$  منبع اصلی ترکیبات نیتروژنی برای گیاهان است. در اقیانوس در نواحی سرد نیترات بیشترین میزان را دارد، اما در باقی مکان ها، میزان آن کمتر است. محصولات ابتدایی فتوسنتزی در آبهای اقیانوسی اغلب محدود به حضور ترکیبات نیتروژن دار است.

آمونیم مهمترین منبع نیتروژن برای ارگانسیم های فتوسنتز کننده است. آنالیزها نشان می دهد که بیشتر نیتروژن آسیمیله شده توسط جلبک های دریای و گیاهان خشکی زی به ترتیب نیتروژن مولکولی، نیتروژن آلی، آمونیم،  $\text{NH}_3$  و  $\text{NO}_2^-$  و نهایتاً  $\text{NO}_3^-$  می باشد.

همه ی جلبک ها و گیاهان قادر به آسیمیلایسیون آمونیم و برخی از اشکال نیتروژن آلی هستند. با اینکه اکثر جلبک ها و گیاهان می توانند نیترات را هم جذب کنند. که البته استثنائاتی در این زمینه وجود دارد مثل سیانوباکتری فیتوپلانکتونی *Prochlorococcus* که ساکن آبهای گرم است. محیط طبیعی حاوی مخلوطی از ترکیبات نیتروژن دار است. کاهش نیتروژن در اقیانوسهای فقیر از نظر مواد غذایی مشخص است. جایی که چرخه ی نیتروژن از ارگانسیم های زنده درون فیتوپلانکتون ها انجام می شود. در رسکونتگاههای خشکی مهارکننده های نیتریفیکاسیون زیادی وجود دارد. جلبک ها و گیاهان این مکان ها با غلظت مناسبی از نیترات زندگی می کنند. به عبارت دیگر، توطیع خاک با نسبت کمی از نیتریفیکاسیون و علفهای هرز که در آنجا ساکن اند با نیترات نسبت به آمونیم رشد سریعتری دارند.

#### 4. کسب کردن

##### 4.1 نیتروژن

در گیاهان و جلبک ها سیستم ناقل های با حساسیت بالا و کم شناسایی شده اند. این سیستم های انتقال توسط کوترانسپورت پروتونی ( $2\text{H}^+ : 1\text{NO}_3^-$ ) یا، در گیاهان گلدار دریایی *Z. marina* ، با کوترانسپورت سدیم ( $2\text{Na}^+ : 1\text{NO}_3^-$ ) انرژی دریافت می کنند. سیانوباکتریها از ناقل ABC برای نیترات و با مصرف مستقیم از ATP و بدون دخالت کوترانسپورت استفاده می کنند. ناقل *NRT1* در گیاهان وجود دارد و ژنوم آن در کلامیدوموناس هم شناسایی شده است. خانواده ی ژن *NRT1* شامل تعداد زیادی ژن است که برخی از آنها در انتقال پپتیدها و احتمالاً دیگر متابولیتها مثل اکسین، آبسزیک اسید، هیستیدین و گلوکوزینولات ها نقش دارد. در آرابیدوپسیس ژن *NRT1.1* ممکن است به عنوان ناقل با حساسیت بالا یا پایین وابسته به فسفوریلاسیون عمل کند؛ شکل فسفوریله

شده ی آن نقش حساسیت بالا به نیترات را دارد و زمانی که نیترات محیط کم باشد بیان می شود. AtNRT1 هم در دیگر فرایندها مثل باز شدن روزنه نقش دارد. دیگر NRT1 ناقلین با حساسیت پایین هستند.

ناقلین NRT2 به طور گسترده ای در پروکاریوت ها و یوکاریوت ها پراکنده شده اند. به طور معمول برای انتقال آنیون هاست. در گیاهان و در کلامیدوموناس ناحیه ی C ترمینال سیتوزولی این ناقل بسیار طولانی است و گاهی اوقات با پروتئینی به نام NAR2 در کنار یکدیگر قرار گرفته است (آسیمیلایون نیترات وابسته به پروتئین 2 است). حضور این پروتئینها برای حساسیت بالا به نیترات حداقل در آرابیدوپسیس و کلامیدوموناس ضروری به نظر می رسد.

در گیاهان ناقل NRT2 با حساسیت بالا و پایین برای نیترات وجود دارد. ناقل حساسیت بالا می تواند معمولاً توسط نیترات فعال شود. همچنین در کلامیدوموناس انواع مختلفی از ناقلین نیترات با حساسیت بالا و پایین وجود دارند. در این جلبک سبز، حداقل 4 سیستم مختلف وجود دارد: 3 سیستم (I, II, III) توسط نیترات تحریک می شوند و تحت کنترل تنظیمی پروتئین NIT2، توسط  $\text{NH}_4^+$  و نه کلراید مهار می شوند و در غلظت های بالای  $\text{CO}_2$  فعال اند. سیستم IV نشان از رفتار نسبتاً متفاوتی از سایرین دارد. این ناقل می تواند هردو  $\text{NO}_3^-$  و  $\text{NO}_2$  را با  $30\text{--}40 \text{ Km } \mu\text{mol L}^{-1}$  برای هردو انتقال دهد. تفاوت آن با سایر ناقلین نیترات به دلیل عدم نیاز آن به نیترات برای بیان شدنش است. مهار آن توسط آمونیوم نیست اما به کلراید حساس است و در غلظت های بسیار پایین  $\text{CO}_2$  فعال است.

گروه سوم ناقلین نیترات/نیتريت در کلامیدوموناس و با نام NAR1 (آسیمیلایون نیترات وابسته به ترکیب 1) شناسایی شده اند. ژن NAR1.1 (و احتمالاً NAR1.2) در ناقل نیترات کلروپلاستی است که توسط کربنتنظیم می شود. ژن NAR1.1 در گروه نیترات و متصل به NIA1 وجود دارد (ژن کد کننده ی نیترات ردوکتاز) و با ژن های دیگر تنظیم می شود که به طور مشترک با آمونیوم مهار شده و با NIT2 کنترل می شوند. ژن NAR1.1 متعلق به خانواده ی FNT (ناقلین نیتريت/فرمات) می باشد، که به نظر می رسد در گیاهان و جانوران حضور ندارد.



در کلامیدوموناس، پروتئینهای NAR1 حضور دارند: NAR1.5 در میان میتوکندری و NAR1.3, NAR1.4 و NAR1.6 جزو ناقلین غشایی محسوب می شوند.

ژن NAR1 در *Ostreococcus* و دیگر جلبک ها، قارچ ها و پروتوزوا یافت شده است. ژن NAR1 در ساکارومیسس و پلاسمودیوم حضور دارد. اگرچه این ارگانیسم ها نیترات و نیتريت را آسیميله نمی کنند، پس احتمالاً علت حضور آن وجود پروتئین های درگیر در انتقال دیگر یونهای مونوالنت در کنار نیتريت است (مثل بیکربنات و فرمات). حقیقت این است که ژن NAR1.2 کلامیدوموناس به حضور کربن غیرآلی پاسخ داده و تحت کنترل ژن CCM1 است که مسئول فعالیت مکانیسم های غلظت های CO<sub>2</sub> می باشد. در *Xenopus oocytes*، پروتئین NAR1.2 عملاً ناقل بی کربنات هاست (به همراه نیتريت). NAR1.1 و NAR1.6 توسط NIT2 مهار می شوند و به منبع نیتروژن پاسخ می دهند؛ بنابراین آنها بسیار شبیه ناقلین نیتريت عمل می کنند. دیگر محصولات ژن NAR1 توسط هیچ یک از NIT2 و CCM1 کنترل نمی شوند بنابراین به طور مستقیم در فرایندهای انتقال و جابجایی وابسته به جذب و نیتروژن و کربن نقش ندارند.

مهم است که به یادداشته باشیم که ناقلین خاص نیتريت در پلاسماهای *C. reinhardtii* و *A. thaliana* وجود دارد.

جذب NH<sub>4</sub><sup>+</sup> هم در گیاهان و هم در جلبک ها وجود دارد و اکثراً توسط خانواده ی ناقلین AMT/MEP انجام می شود. ناقلین موجود به صورت سیمپورت + NH<sub>4</sub> نیتروژن و پروتون به نسبت 1:1 عمل می کنند. به نظر می رسد که NH<sub>3</sub> به نسبت + NH<sub>4</sub> خاصتر منتقل می شود و انتقال آن به صورت 2H<sup>+</sup>: 1NH<sub>3</sub><sup>+</sup> است. این عمل در سلول بعد از موازنه ی آمونیاک با + NH<sub>4</sub> که تولید کننده ی + 1H<sup>+</sup>: 1NH<sub>4</sub><sup>+</sup> است انجام می گیرد.

انتقال NH<sub>3</sub> توسط ناقل AMT و با حضور کانال های موجود که در مورد نیتروژن شدیداً انتخابی عمل می کنند و پتاسیم را منتقل نمی کنند انجام می شود. که این امر برای + NH<sub>4</sub> هم یکسان است. همچنین ممکن است که ناقل + NH<sub>4</sub> با حساسیت پایین به صورت کانال پتاسیم عمل کند. وضعیت مشابه در مورد سیستم ناقل آمونیوم موجود در کلامیدوموناس نیز ممکن است اتفاق بیافتد. خانواده ی AMT1 کلامیدوموناس دارای تعداد زیادی ژن با توزیع

گسترده در میان ژنوم جلبکی می باشند. برخی از این ژن ها (AMT1.1-6) دارای نسبت نزدیک با ناقلین AMT گیاهی دارند. در حالیکه AMT1.7-8 نسبت دورتری دارد. مثلا تعداد زیادی از ژن های کد شونده برای ناقلین AMT1 اضافی هستند، اما ممکن است همچنین برای تغییرات میزان نیتروژن و تنظیم تغییرات بین ترکیبات سلولی و محیط نیاز به تطبیق داشته باشند. نقش ناقلین آمونیوم کلامیدوموناس با پاسخ کموتاکتیکی به  $\text{NH}_4^+$  در محلول پیشنهاد شده است. ناقل آمونیوم در جلبکها هنوز شناخته نشده است. ارزشمند است که جلبک سبز (prasinohyte) میکروموناس در مقابله با کلامیدوموناس و کلرلا و chromoalveolates دارای ژن های AMT2 علاوه بر AMT1 می باشند.

دیاتوم ها در غلظت های بالای  $\text{NH}_4^+$  رشد می کنند در حالیکه *Cylindrotheca closterium* برای رشد در  $\text{NH}_4^+$  10mM ناتوان است. *P. tricornutum* هم همین شرایط را دارد. آزمایشات نشان داد که اثر آمونیوم بر *Cylindrotheca* می تواند آن را کاهش دهد اگر غلظت پتاسیم افزایش یابد. پتاسیم در *Phaeodactylum* اثری ندارد.

#### 4.2. سولفور

سولفات دارای ناقل های مختلفی است. خانواده ی ناقل های SULTR (ناقلین سولفور)  $(n \geq 3) \text{NH}_4^+/\text{SO}_4^{2-}$  عمل می کنند. این ناقل ها در ارگانیسم های فتوسنتز کننده شناسایی شده اند. نیروهای تامین کننده ی این ناقل شیب گرادیان پروتون از میان غشا حساسیت بالای ناقل ها به کاهش سولفور است. در امبریوفیت ها، ژن سولفور در 4 خانواده رده بندی شده است (SULTR1 تا 4). مکان های آنها باهم تفاوت دارد. مثلا SULTR1 ناقل با حساسیت بالای پلاسما، SULTR2 ناقل با حساسیت پایین که احتمالا در انتقال سولفات نقش دارد، SULTR3 ناقل اصلی برگ ها می باشد و و اکثرا در پلاستیدها قرار دارد و نقش فیزیولوژیکی آن مشخص نیست. ناقل SULTR4 در تونوپلاست قرار گرفته است. در کلامیدوموناس علاوه بر ناقلین SULTR، ناقلین SLT (شبه ناقلین Sac1) نیز وجود دارند. که بیان آنها در زمان کاهش سولفور انجام می گیرد. این ناقل ها معمولا در کوترانسپورت  $\text{Na}^+/\text{SO}_4^{2-}$  شرکت می کنند. ناقل پلاستیکی سولفور جلبک سبز دارای پروتئین متصل به سولفات

است که در بخش خارجی غشا قرار دارد. پوشش داخلی پلاستید (غشایی که در آن انتقال فعال انجام می شود) مشتق از غشای پلاسمایی سیانوباکتری است. ناقل نوع ABC سولفات مشابه وجود دارد که متعلق به پلاسماالمای سیانوباکتری است. انتقال غیرفعال سولفات برای توزیع مجدد سولفات در بافت ها و اندامهای گیاهی اهمیت داشته باشد. در مورد سولفات نیروی محرک پتانسیل مثبت خارج سلول است. پتانسیل مثبت درون واکوئل توسط  $H^+$ -ATPases یا  $H^+$ -پروفسفات تامین می شود و موجب ورود سولفات به واکوئل می گردد. اگرچه ناقل های تونوپلاستی که در آرابیدوپسیس شناسایی شده اند همه متعلق به خانواده ی SULT4 بوده و در جهت خارج می باشند.

## 5. آسیمیلاسیون

علی رغم اکسیداسیون تعداد زیادی از ترکیبات شیمیایی که نیتروژن و سولفور را ایجاد می کنند، آنها درون ترکیباتی مثل آمونیوم-آمونیا و سولفید جای گرفته اند که بیشترین فرم نیتروژن و سولفور را در طبیعت تشکیل می دهند. راههای فرعی برای آسیمیلاسیون نیتروژن وجود دارد: مثلا، در ویولا، ترکیبات نیترو در دفاع گیاهان با اکسیداسیون گروه های آمین تشکیل می شوند. گروه سولفونیک اسید در سولفولپید از طریق تبدیل سولفیت به سولفونات آلی ایجاد می شود. در حالیکه استر سولفات پلی ساکاریدهای دیواره ی سلولی جلبک های قهوه ای، سبز و قرمز و علف های دریایی و ترکیبات کمی که در واکنش های زیستی گیاهی وجود دارند، در مسیرهای سولفاتیشن مسئول ایجاد سولفات فعال اند.

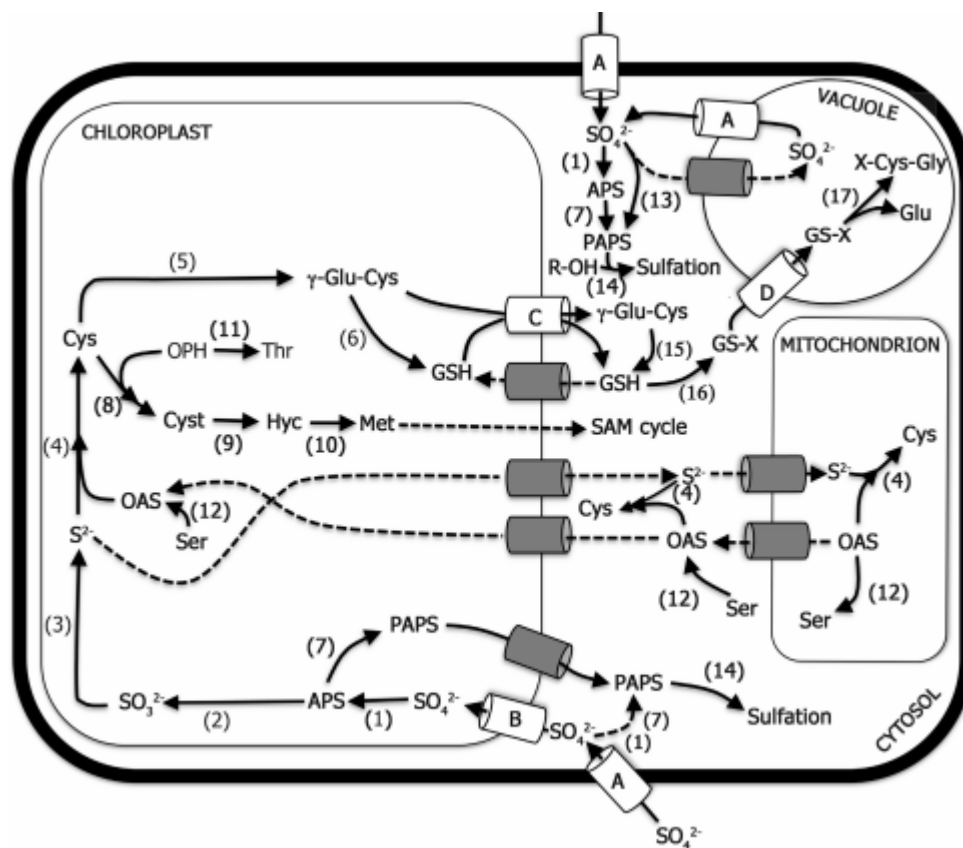
### 5.1 نیتروژن

تنظیم آسیمیلاسیون نیتروژن در گیاهان و جلبک ها در اکثر جنبه ها متفاوت است. در این بیشترین بحث مربوط به تنظیم مکانیسم آنزیم نیترات ردوکتاز سیتوزولی است که احیای درونی  $NO_3^-$  را به  $NO_2^-$  کاتالیز می کند. در اکثر موارد از NADH به عنوان دهنده ی الکترون استفاده می شود. در گیاهان و جلبک هانیترات ردوکتاز در سطح پروتئین و ژن تنظیم می شود. اگرچه در جلبک ها و گیاهان  $NO_3^-$  و نور در متابولیسم نیتروژن نقش اصلی را دارند. تنظیم بیان ژن نیترات ردوکتاز و فعالیت آنزیم در این دو گروه از ارگانیسم ها متفاوت است.

تنظیم ترجمه ی نیترات ردوکتاز در گیاهان تحت تاثیر فسفوریلاسیون برگشت پذیر مرتبط با پروتئین های 3-3-3-14 می باشد. در آرابیدوپسیس، پیوندهای 3-3-14 از طریق فسفوریلاسیون سرین-534 انجام می شود. این امر پیشنهاد می کند که فسفوریلاسیون حدواسط 3-3-14 وابسته به فتوسنتز، ATP سنتاز و احیای نیترات از طریق تغییر پروتئین ها و متابولیسم قندها می باشد. بررسی رفتارهای پنجه گرگ *Selaginella kraussiana* (که دارای نیترات ردوکتاز سیتوزولبی وابسته به NADH است) و خزه ی *Physcomitrella patens* (که نیترات ردوکتازش وابسته به NADH است)، پیشنهاد می کند که تنظیم نیترات ردوکتاز توسط فسفوریلاسیون، اولین بار در گیاهان آوندی ایجاد شد. اما احتمالاً در در ارگانسیم های فتوسنتزی غیر آوندی وجود نداشته است. باید توجه داشت که باین وجود، گزارش شده است که نیتروژن ردوکتاز توسط فسفوریلاسیون در جلبک قرمز *Gracilaria chilensis* تنظیم می شود. در کلامیدوموناس و احتمالاً دیگر جلبک ها، محل فسفوریلاسیون که پروتئین 3-3-14 در آنجا عمل می کند در نیترات ردوکتاز، مشخص نیست. در *C. reinhardtii*، آنزیمی برای فسفوریلاسیون-دفسفوریلاسیون وجود ندارد. و این امر تحت کنترل ردوکس روی مجموعه ی پلاستوکوئینون های کلروپلاستی می باشد. زمانی که پلاستوکوئینون ها کاهش یابند فعالیت نیترات ردوکتاز افزایش می یابد. این نکته جالب است که فعالیت نیترات ردوکتاز زمانی که زنجیره ی انتقال الکترون بیشتر اکسیده می شود، تحریک می شود. تنظیم ردوکس نیترات ردوکتاز در *C. reinhardtii* همچنین وابسته به حضور نیترات است. نیترات ردوکتاز در غیاب  $\text{NO}_3^-$  غیرفعال می شود و میتواند مجدداً در حضور آن فعال شود. در شرایط آزمایشگاه بوسیله ی اکسیداسیون فری سیانید انجام می شود. این پیشنهاد می کند که مالیک دهیدورژناز پلاستی در تنظیم مصرف احیا کننده هابرای احیای نیترات از طریق شاتل مالات-اگزالواستات نقش دارد و بنابراین تنظیم مرحله ی ردوکس در کلروپلاست و سیتوزول انجام می شود.

در *Gracilaria tenuistipitata* تغییرات شبانه روز، افزایش نیترات ردوکتاز و فعالیت آن در چرخه ی نوری-تاریکی و باریتم متضاد مشاهده شده است. در حقیقت، نور به عنوان ساعت درونی برای سطح mRNA عمل می

کند. اگرچه در جنس مشابه یعنی *G. chilensis* این ساعت درونی وجود ندارد. در ساعت درونی بیان متناوب نیترات ردوکتاز و بیان آن نیز در گیاهان عالی تنظیم می شود.



شکل 2. TarjomeFa.Com

تنظیم غیر معمول برای نیترات ردوکتاز در *Heterosigma akashiwo* مشاهده شده است. در این رافیدوفیسن، ژن *NAR1* برای نیترات ردوکتاز، حتی در غیاب نیتريت و حضور آمونیوم. بیان می شود. فعالیت نیترات ردوکتاز در حضور  $NH_4^+$  هم در سیانوباکتری *Synechococcus sp. UTEX 2380*. اخیرا زیاد مشاهده شده است که نیترات ردوکتاز *H. akashiwo* و *Chattonella subsalsa* دارای یک دمین 2.2 هموگلوبینی اضافه در ناحیه 2- پایه می باشند. این دمین *Heterosigma* و *Chattonella* شباهت زیادی به دمین 2.2 هموگلوبینی میتوکندری دارند. که به عنوان کاتایزور تبدیل  $NO$  به  $NO_3^-$  شناخته می شوند. پیشنهاد بر عملکرد دوگانه ی نیترات ردوکتاز است که قارد است  $NO$  به  $NO_3^-$  عمل کرده و هم به عنوان احیا کننده در آسیمیلاسیون -  $NO_3$  نقش داشته باشد.

به نظر می رسد نیترات ردوکتاز در ژنهای استرین های سیانوباکتری *Prochlorococcus* وجود نداشته باشد. توزیع ژنهای نیترات محل توزیع آنها را نیز نشان می دهد. میزان بیشتر آنها در دریای کارائیب و اقیانوس هند وجود دارد. با توجه به این مطالعه، ژنهای نیترات ردوکتاز *Prochlorococcus* با رده بندی فیلوژنی مربوط به استرین های دریایی *Synechococcus* متفاوت است. در حقیقت، در این استرین ها، محل ژنوم ژنهای آسیمیلایسون نیترات متفاوت است.

به طور کلی نیترات ردوکتاز گیاهی و جلبکی به لحاظ ساختاری و عملکردی شباهت زیادی دارد. در هر دو نیترات ردوکتاز در پلاستیدها ساخته شده و بیشترین فعالیت را دارد. نیترات ردوکتاز در استرومای پلاستید گیاهی و جلبک های یوکاریوت وجود دارد، به همین دلیل نیتريت توسط نیترات ردوکتاز سیتوزولی تولید می شود در غیراین صورت، از یک حدواسط گرفته شده و باید به پلاستید منتقل شود. ناقل با حساسیت بالای نیتريت در کلروپلاستهای جدا شده کشف شده اند. دو فرم ژن *Nitr1* از *Cucumis sativa* به نام *CsNitr1-L* و *CsNitr1-S* کشف شده اند. پروتئین های تولید شده از این ژنها در غشای درونی پلاستید قرار دارند. بیان غیرعادی *CsNitr1-S* در پلاسماهای *Saccharomyces cerevisiae* موجب کاتالیز نیتريت در غلظت نیمه اشباع می شود.

تجمع نیتروژن در جهت شیب الکتریکی منفی انجام می شود که نشان از نقش انتقال فعال دارد. نقطه ی اتصال بین آسیمیلایسون سولفات و نیترات در جلبک قرمز *Cyanidioschyzon merolae* مشاهده می شود. که موجب مهار اسیدهای قوی می شود. در این ارگانیسیم، ژنوم نیتريت ردوکتازی (*NiR*) شناخته نشده است. با این حال، دو ژن مشابه سولفات ردوکتاز (*SiR*) وجود دارد و یکی از این ها شباهت نزدیکی با ژن نیترات ردوکتاز (*NAR*) وابسته دارد. شباهت میان *NiR* و *SiR* به خوبی شناخته شده است. اما در ارگانیسیم های فتوسنتز کننده دو ژن متفاوت وجود دارد. بویژه *SiR* می تواند برای  $\text{NO}_2^-$  با یک جهش سینگل افزایش یابد. و *NiR* هم عملکردی مشابه *SiR* در *Mycobacterium tuberculosis* نشان داد.

ژن *SiR* تولید شده از *C. merolae* در کلروپلاست ها زمانی که جلبک در حال رشد است در حضور نیترات و آمونیوم تجمع می یابد. بنابراین، عملکرد *SiR* *C. merolae* مکمل *NiR* معیوب و جهش یافته در سیانوباکتری

Leptolyngbya boryana می باشد. اختلاف زیادی در گلوتامین سنتتاز/گلوتامین-اگزوگلو تارات آمینوترانسفراز (GS/GOGAT) گیاهان و جلبک ها شناسایی نشده است.

## 5.2. سولفور

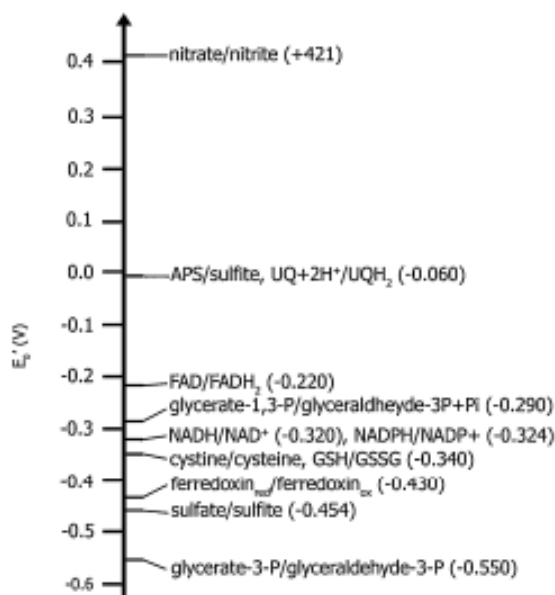
در حالت کلی، گیاهان و جلبک ها اکثرا از سولفات به عنوان منبع سولفور استفاده می کنند. پتانسیل استاندارد احیا برای تبدیل سولفات به سولفیت  $-454\text{mV}$  است که به مراتب بیشتر از تبدیل نیترات به نیتريت است ( $+421\text{mV}$ ). بنابراین احیای سولفات به سولفیت بیش از حد پتانسیل استاندارد احیای طبیعی است. به همین دلیل، در مقابله با نیترات، سولفات باید قبل از احیا فعال شود. فعال سازی موجب تشکیل آدنوزینوفسفوسولفات (APS) می شود. که این ترکیب ناخالص آنیدرید با فسفات و سولفات دارای پتانسیل ردوکس استاندارد در حدود  $-60\text{mV}$  است. که مورد استفاده ی تیول ها یا پیریمیدن به عنوان ناقل الکترون می باشد. وضعیت مشابه در چرخه ی کالوین اتفاق می افتد، جایی که پتانسیل ردوکس دو  $3\text{-فسفوگلیسرات}/3\text{-فسفوگلیسر آلدئید}$  در شرایط  $-550\text{mV}$  عمل کرده و PGA با ATP برای تولید پتانسیل کمتر حدود واسطی که بتواند توسط NADPH احیا شود.

فعال سازی سولفات توسط ATP سولفوریلاز کاتالیز می شود. APS نقطه ی تفاوت در مسیر سولفات شده شدن و آسیمیلایون سولفور است. در جلبک و گیاهان، احیای سولفات در ابتدا در پلاستیدها انجام می شود. که فقط یک استثنا برای آن شناخته شده است. در *Euglena gracilis* آسیمیلایون درون میتوکندری اتفاق می افتد.

مهمترین تفاوت میان جلبک و گیاه احتمالا وجود مرحله ی کنترل در مسیر آسیمیلایون گوگرد است. در گیاهان، مرحله ی کلیدی در مسیر توسط APS ردوکتاز کاتالیز می شود. اخیرا در مطالعات انجام گرفته نشان داده شد که در اکثر جلبک ها، اولین مرحله در مسیر، توسط ATP سولفوریلاز کاتالیز می شود و ممکن است تحت کنترل ردوکس باشد. ردوکس قوی ترین محرک ATP سولفوریلاز در جلبک سبز، دیاتوم ها و سیانوباکتری جنس *Synchococcus* از طریق احیای عامل تیول و اثر برگشت پذیر ترکیبات اکسید شده ی تیولی می باشد. که مشابه آن در *Amphidinium klebsii* دو تاژکی و *Synechocystis PCC6803* آبهای تازه گزارش نشده است.



جالب است که ردوکس حساس ATP سولفوریلاز (ATP-Ses) در جلبک ها وابسته به تعداد و محل باقی مانده ی سیستمین در توالی پروتئین است. تعداد زیادی از سیستمین در ATP-Ses وجود دارد که در پاسخ به احیا/اکسید تیول فعال می شوند. ردوکس غیر حساس ATP سولفوریلاز آرابیدوپسیس و رودوفایتا فقط حاوی 2 سیستمین است. در SynechocystisPCC6803 4 سیستمین وجود دارد.



شکل 3 .

در A. klebsii 5 تا از 6 سیستمین در توالی پروتئین ATP سولفوریلاز محل متفاوتی را در دیگر جلبک های یوکاریوتی دارند. فیلوژنی ATP سولفوریلاز نشان داد که ژن های کد کننده ی این آنزیم ها در آرابیدوپسیس توایشان کمی مشابه با جلبک هاست. به جز بخشی از ATP سولفوریلاز که ATP-S و APS کیناز را با یکدیگر ترکیب می کند که در ژنوم برخی هاپتوفیت ها و هتروکونتوفیت ها وجود دارد. که مدرک مهمی برای وجود شباهت با ژن های ATP سولفوریلاز آرابیدوپسیس است.

مراحل آسیمیلاسیون سولفور در جلبک ها خیلی شناخته شده نیست. برخی نشانه های بیوشیمیایی و اطلاعات ژنومی پیشنهاد می کنند که مثل گیاهان، سولفات در APS به سولفیت و توسط APS ردوکتاز احیا می شود.



فعالیت مهم و اساسی سولفات ردوکتاز موجب تولید سولفید می شود که به سیستمین متصل شده و اینکار توسط کمپلکس O-استیل سرین تیول لیاز/ سرین استیل ترانسفراز (OASTL/SAT) انجام و توسط آنها تنظیم می شود.

## 6. دریافت و سیگنال دهی

در گیاهان و جلبک ها، نیترات نقش سیگنال برای فعال سازی تعدادی از ژن های درگیر در جذب و آسیمیلایون خودش دارد. مشخص شده است که آغاز بیان ژن های وابسته به آسیمیلایون نیتروژن وابسته به نیترات درون سلولی است. بنابراین برخی از ناقلین نیترات (خصوصاً سیستم I). برای این مسیر انتقال سیگنالی لازم است. و ممکن است به عنوان ناقل عمل کنند. مثلاً سیسم بادی عملکرد ناقل و گیرنده باشد. NIT2 تنها ژن تنظیم کننده ی آسیمیلایون نیتروژن در یوکاریوت های فتوسنتز کننده ای است که از قبل می شناختیم. این پروتئین یک فاکتور رونویسی است که در غیاب نیترات افزایش می یابد و آمونیوم تنظیم کننده ی منفی آن است. (در آسیمیلایون نیتروژن وابسته به سیگنال نقش دارد). اگرچه تنظیم منفی آسیمیلایون نیترات توسط آمونیوم بخش های زیادی دارد. این موضوع نشان می دهد که NIT2 در جلبک قرمز ترمواسیدوفیل *Cyanidioschizon merolae* و آرابیدوپسیس وجود ندارد که موجب راه افتادن این بحث می شود که فاکتورهای رونویسی برای آسیمیلایون نیترات در ارگانسیم های فتوسنتز کننده وجود دارند. مثلاً در *C. merolae*، حداقل در محیط آزمایشگاه، CmmMYB1 عضوی از خانواده ی فاکتورهای رونویسی میلوبلاستوسیسست (MYB) است که قادر به اتصال با ناحیه ی پروموتور ژن های آسیمیلایون نیتروژن می باشد و ممکن است نقشی مشابه با NIT2 در کلامیدوموناس داشته باشد.

همچنین نیترات نقش سیگنالی دارد. احتمالاً در بازتاب مجموعه واکنش های متابولیسم نیتروژن با دیگر مسیرها نقش دارد. در آرابیدوپسیس بیش از 10 درصد ژنوم تحت کنترل کاهش مستقیم  $\text{NO}_3^-$  می باشند. و حدود 300 تا 600 ژن مستقیماً توسط  $\text{NO}_3^-$  تنظیم می شوند. سیگنالی که  $\text{NO}_3^-$  انتقال می دهد الزامی برای تغییر در بیان ژن ندارد. تعدادی از فرایندهای حدواسط  $\text{NO}_3^-$  در این میان تنظیم می شوند و اغلب با فسفریلاسیون و

دفسفریلاسیون و بدون تغییر در بیان پروتئوم این کار انجام می شود. پاسخهای مشابه گرچه با تعداد کمتری پروتئین برای  $\text{NH}_4^+$  مشاهده شده اند. همچنین miRNAs هدفی را برای  $\text{NO}_3^-$  به عنوان سیگنال ایجاد می کند.

تعدادی از فرایندهای مورفونیک توسط  $\text{NO}_3^-$  در گیاهان خشکی زی شناسایی شده اند. مثالی از این فرایند مکانیسم عملکرد ناقل  $\text{NRT1.1}$  ریشه ای در آرابیدوپسیس تالیانا برای  $\text{NO}_3^-$  می باشد. این ناقل می تواند دو -  $\text{NO}_3^-$  و هومرون اکسین را متصل (و انتقال) کند. در کمترین غلظت  $\text{NO}_3^-$ ، ناقل  $\text{AtNRT1.1}$  اکسین را به خارج ریشه های جانبی منتقل می کند، زمانی که  $\text{NO}_3^-$  فراوان است، اکسین در ریشه های جانبی تجمع یافته و رشد آنها را تسهیل می کند.  $\text{AtNRT1.1}$  همچنین با دیگر ناقل  $\text{NO}_3^-$  ریشه ای یعنی  $\text{AtNRT2.1}$  برهم کنش دارد. که در غلظت های بالای  $\text{NO}_3^-$  فعال می شود. همچنین  $\text{AtNRT2.1}$  دارای دو نقش ناقل و سیگنالی است. رشد ریشه ها به حضور  $\text{NO}_3^-$  و قند وابسته است. شایان ذکر است که برخلاف  $\text{NRT1.1}$ ، عملکرد سیگنالی  $\text{NRT2.1}$  وابسته به عمل ناقل  $\text{NO}_3^-$  است.

در جلبک ها نقش سیگنالی  $\text{NO}_3^-$  اکثرا در *C. reinhardtii* مطالعه شده است. در این جلبک سبز  $\text{NO}_3^-$  متابولیسم و رشد (مثل گامتوزنیز) را تنظیم می کند. نیترا ت و محصول تنظیمی ژن  $\text{NIT2}$  در تنظیم تجمع ذخایر (کربوهیدرات ها و تری اسیل گلیسرول ها)  $\text{C allocation}$  نقش دارند. این عجیب نیست که نیتروژن و کربن در سلولهای جلبکی چگالی بالایی دارند. در *C. reinhardtii* دریافت  $\text{NH}_4^+$  که اکثرا نقش تنظیمی منفی بر ژن های آسیمیلایون نیترا ت دارند توسط حدو واسط  $\text{CDP1}$ . یک پروتئین غنی از سیستئین و  $\text{CYG56}$  یک -  $\text{NO}$  محرک گلوانیلات سیکلاز انجام می شود. سنتز چرخه ی  $\text{GMP}$  مرحله ی کلیدی در دریافت  $\text{NH}_4^+$  و زنجیره ی انتقال سیگنالی  $\text{NH}_4^+$  است.

نیتریک اکسید ( $\text{NO}$ ) در تعدادی از پاسخهای فیزولوژیکی و رشدونموی گیاهان نقش دارند. در مقایسه با جانوران، برای گیاهان نیتریک اکسید سنتازی شناسایی نشده است. سیستم های فرعی مختلفی به صورت اکسیداتیو(استفاده از آرژنین و هیدروکسیلامین) یا احیای نیترا ت عمل کنند. ممکن است نیتریک اکسید در گیاهان تولید شود. در جلبک ها مسیرهای متنوعی برای تولید نیتریک اکسید یافت شده است. نیتریک اکسید سنتاز با شباهت حدود

45 درصد به نیتریک اکسید انسانی در جلبک سبز *O. tauri* شناسایی شده است. در کلامیدوموناس نیتریک اکسید از نیتريت در سيتوزول و توسط نيترات ردوكتاز توليد مي شود. سيستم هاي مشابهي براي گياهان آوندي ذكر شده است. به دليل اينكه نيتريك اكسيد انتقال الكترون ميتوكندري را مها رمي كند، زماني كه غلظت درون سلولي نيتريت بالا مي رود، از برداشت ATP از زنجيره ي انتقال الكترون ممانعت مي شود. AOX1 يكي از دو ژن AOX كد شونده براي براي اكسيدزهاي فرعي ميتوكندريايي است. كه توسط نيترات تنظيم مي شوئد و ممكن است موجب حفظ ATP سنتازها در غلظت هاي بالای نيتريت سلولي شود. در جلبك سبز كلرلا، پيشنهاده شده است كه AOX در توليد نيتريك اكسيد نقش دارد و بوسيله ي احياي نيتريت به نيتريك اكسيد انجام مي شود. در اين ارگانيسم نيترات ردوكتاز در توليد نيتريك اكسيد نقشي ندارد.

اخيرا پيشنهاده شده است كه اثر مهاري  $NH_4^+$  روي بيان چندين ژن درگير در آسيميلاسيون نيتروژن در *Chlamydomonas reinhardtii* توسط نيتريك اكسيد اتفاق مي افتد. و اين مكانيسم برگشت پذير فعاليت نيتريت ردوكتاز و سيستم هاي جذب با حساسيت بالای آمونيوم و نيترات/نيتريت را كنترل مي كند. ظاهرا سلول كامل براي عمل اين سيستم لازم است. كه ممكن است در نتيجه ي آن اندامك هاي مختلف در مسيره اي انتقال سيگنالي نقش داشته باشند.

سولفات به عنوان فرايند موثر در کنار آسيميلاسيون سولفات شناخته شده است. در اين ميان، مسيره اي متابوليت هاي ثانويه (سولفور و متابوليسم فلاونويدها)، متابوليسم نيتروژن به تنش اكسيداتيوي، سنتر اكسين و جاسمونات پاسخ مي دهند. در مورد آرابيدوپسيس تاليانا، ناقل *SULTR1.2* در درك سولفات و احتمالا آغاز انتقال سيگنالهايي كه موجب پاسخ وابسته به سولفور مي شوند، نقش دارند. در جلبك سبز *C. reinhardtii*، درك سولفات بر اساس پروتئين *SAC1* باند شده به غشا مي باشد. كه علاوه بر آن در بيان پروتئين وابسته به پاسخهاي كمبود سولفور نيز نقش دارد. همچنين تنظيم كننده ي پايين ديگر تركيبات نيز مي باشد. به خصوص فتوسنتز براي افزايش سرعت آسيميلاسيون سولفور. همچنين پروتئين كيناز *SNRK2.1* نقش مهمي را در مسير سيگنالي رو به پايين كمبود سولفور دارد. فعاليت *SNRK2.1* بوسيله ي فعاليت ديگر كيناز *SNRK2.2* مهار مي شود كه نقش

کنترل SNRK2 را دارد. در حقیقت SNRK2.2 توسط SAC1 کنترل می شود. مکانیسم درک و پاسخ به حضور سولفور در دیگر جلبک ها ناشناخته است.

در گیاهان، نقشی که برای سولفات است، مولکول سیگنالی گازی یا ناقل گازی می باشد. که به آهستگی و با اعمالی همچون باز شدن روزنه، بیوژنیز کلروپلاست و زمان جوانه زنی همراه است. در گیاهان H<sub>2</sub>S برای واکنش با سیگنال های نیتریک اکسید ظاهر می شود و در پاسخ به تنش اکسیداتیو از طریق سطوح گلوکوتیون و تنظیم انزیم های مختلف نقش دارد. فرایندهای اساسی گیاه مثل باز شدن روزنه به طور گسترده ای تحت تاثیر H<sub>2</sub>S می باشد که به عنوان ناقل گازی در گیاهان (و حتی در بیشتر جلبک ها) عمل می کند. عملکرد سیگنالی نیز وابسته به پلی ساکاریدهای سولفات است. مثلا مولکولی که در جلبک اولوا وجود دارد و شبه فیتوهورون عمل کرده و بر بیان ژن *Medicago sativa* و آرابیدوپسیس اثر می گذارد. پلی ساکاریدهای سولفات در مسیرهای جاسمونات نقش دارند.

## 7. نتیجه گیری

- تغییرات زیاد در حضور نیتروژن و سولفور ممکن است در گیاه و جلبک اتفاق بیافتد. هتروژنتی در متابولیسم نیتروژن و سولفور ممکن است روی تنوع فیلوژنتیکی آنها و شیمی اقیانوس اثر بگذارد.
- متابولیسم نیتروژن و سولفور در جلبک و گیاه مستقیما تحت کنترل ردوکس است. این موضوع بخصوص در مورد مرحله ی اول مسیر صدق می کند. (مثلا، کاتالیز واکنش توسط نیترات ردوکتاز و ATP سولفوریلاز).
- مولکول هایی مثل NO<sup>-</sup>، NO<sub>3</sub><sup>-</sup>، S<sub>2</sub><sup>-</sup> ترکیبات مهمی از سیستم های سیگنالی سلولی است و در تلفیق متابولیسم و پاسخ به تغییرات محیطی نقش دارند.

## References

Agostoni, M., Erdner, D.L., 2011. Analysis of ammonium transporter and urease gene expression in *Aureocymbra lagunensis*. *Harmful Algae* 10, 549-556.

Aguilar-Barajas, E., Díaz-Pérez, C., Ramírez-Díaz, M.I., Riveras-Rosas, H., Cervantes, C., 2011. Bacterial transport of sulfate, molybdate and related oxyanions. *Biometals* 24, 687-707.

Allen, S., Smith, J.A.C., 1986. Ammonium nutrition in *Ricinus communis*: its effect on plant growth of the chemical composition in the whole plant, xylem and phloem saps. *J. Exp. Bot.* 37, 1599-1610.

Allen, A.E., Vardi, A., Bowler, C., 2006. An ecological and evolutionary context for integrated nitrogen metabolism and related signaling pathways in marine diatoms. *Curr. Opin. Plant Biol.* 9, 264-273.

Anbar, A.D., Knoll, A.H., 2002. Proterozoic ocean chemistry and evolution: a biogenic bridge? *Science* 297, 1137-1142.



- Anbar, A.D., Duan, Y., Lyons, T.W., Arnold, C.A., Kendall, B., Creaser, R.A., Kaufman, A.J., Gordon, G.W., Scott, C., Garvin, J., Buick, R., 2007. A whiff of oxygen before the Great Oxidation Event? *Science* 317, 1903–1906.
- Anderson, J.W., Dore, J., 1978. Light-dependent assimilation of nitrite by isolated pea chloroplasts. *Plant Physiol.* 61, 693–697.
- Andrew, C.S., Kipps, E.H., Barford, H., 1952. Plant response to nitrogen and sulphur on a heavy clay soil from the Darling Downs, south-east Queensland. *Crop Pasture Sci.* 3, 111–124.
- Andrews, M., Raven, J.A., Lea, P.J., 2013. Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants. *Ann. Appl. Biol.* 163, 174–199. <http://dx.doi.org/10.1111/aab.12045>.
- Andrews, M., Lea, P.J., Raven, J.A., Azevedo, R.A., 2009. Nitrogen use efficiency. 3. Photon and water costs of N<sub>2</sub> fixation. *Ann. Appl. Biol.* 155, 1–13. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00338.x>.
- Andrews, M., Maule, H.C., Raven, J.A., Misry, A., 2005. Extension growth of *Impatiens glandulifera* at low irradiances: importance of nitrate and potassium accumulation. *Ann. Bot.* 95, 641–655.
- Aquino, R.S., Landeira-Fernandez, A.M., Valente, A.P., Andrade, L.E., Mourão, P.A.S., 2005. Occurrence of sulphated galactans in marine angiosperms: evolutionary implications. *Glycobiology* 15, 11–20.
- Arad, S., Levy-Untman, O., 2010. Red microalgal cell-wall polysaccharides: biotechnological aspects. *Curr. Opin. Biotechnol.* 21, 358–364.
- Asad, D., Tissot, F.L.H., Reinhard, C.T., Rouxel, O., Dauphas, N., Lyons, T.W., Ponzevara, E., Liorzou, C., Cherou, S., 2013. Coupled molybdenum, iron and uranium stable isotopes as oceanic palaeoceanic proxies during the Palaeoproterozoic Shunga Event. *Chem. Geol.* 362, 193–210.
- Bekker, L.A., Syrett, P.J., 1977. Urea-degrading enzymes in algae. *Br. Phycol. J.* 12, 137–143.
- Bekker, A., Holland, H.D., 2012. Oxygen overshoot and recovery during the early Palaeoproterozoic. *Earth Planet. Sci. Lett.* 318, 295–304.
- Bekker, A., Karhu, J.A., Erikson, K.A., Kaufman, A.J., 2003. Chemostratigraphy of Palaeoproterozoic carbonate successions of the Wyoming Craton: tectonic forcing of biogeochemical change? *Precambrian Res.* 129, 279–325.
- Bekker, A., Holland, H.D., Wang, P.-L., Rumble, H.L., Stein, H.J., Hannah, J.L., Coetzee, L.L., Bekker, N.J., 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen. *Nature* 427, 117–120.
- Berger, J., Schager, I.M., 2004. Allelopathic activity of Characeae. *Biologia Bratislava* 59, 9–15.
- Berges, J., 1997. Algal nitrate reductase. *Eur. J. Phycol.* 32, 3–8.
- Bochenek, M., Etherington, C.J., Koprivova, A., Muggford, S.T., Bell, T.G., Malin, G., Kopeiva, S., 2013. Transcriptome analysis of the sulphate deficiency response in the marine microalga *Emiliania huxleyi*. *New Phytol.* 199, 650–662. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12303>.
- Bouquoy, E., Gejon, A., Nacry, P., 2012. Nitrate sensing and signaling in plants. *Semin. Cell. Dev. Biol.* 23, 648–654. <http://dx.doi.org/10.1016/j.semcdb.2012.01.004>.
- Bowler, C., Allen, A.E., Badge, J.H., et al., 2008. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature* 456, 239–244.
- Bowler, C., Vardi, A., Allen, A.E., 2010. Oceanographic and biogeochemical insights from diatom genomes. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2, 333–385.
- Bragg, J.G., Quigg, A., Raven, J.A., Wagner, A., 2012. Plutonic elemental sparging and radon usage bias are correlated among bacteria. *Molecular Ecology* 21, 2480–2487.
- Broadley, M.R., Bowen, M.C., Cotterill, H.L., Hammond, J.P., Meacher, M.C., Mead, A., White, P.J., 2004. Phylogenetic variation in the short mineral concentration of angiosperms. *J. Exp. Bot.* 55, 321–336.
- Britto, D.T., Kronzucker, H.K., 2006. Futile cycling at the plasma membrane: a hallmark of low-affinity nutrient transport. *Trends Plant Sci.* 11, 529–534.
- Bromkie, M.A., Hoefgen, R., Hesse, H., 2013. Phylogenetic aspects of the sulfate assimilation genes from *Thalassiosira pseudonana*. *Amino Acids* 44, 1253–1265. <http://dx.doi.org/10.1007/s00726-013-1462-8>.
- Brunswick, P., Cresswell, C.S., 1988. Nitrite uptake into intact pea chloroplasts. I. Kinetics and relationship with nitrate assimilation. *Plant Physiol.* 86, 378–383.
- Bustigny, V., Lebeau, O., Ader, M., Krapez, B., Bekker, A., 2013. Nitrogen cycle in the late Archean ferruginous ocean. *Chem. Geol.* 362, 115–130.
- Buchner, P., Takahashi, H., Hawkesford, M.J., 2004. Plant sulphate transporters: coordination of uptake, intracellular and long-distance transport. *J. Exp. Bot.* 55, 1765–1773.
- Callon, O., Bulte, L., Kuras, R., Olive, J., Wollman, F.A., 1993. Extensive accumulation of an extracellular L-amino acid oxidase during gametogenesis of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Eur. J. Biochem.* 215, 351–360.
- Cambridge, M.L., Frazer, M.W., Holmer, M., Kuo, J., Kendrick, G.A., 2012. Hydrogen sulfide intrusion from Shark Bay, Western Australia. *Mar. Freshwater Res.* 63, 1027–1038.
- Canfield, D.E., 1998. A new model for Proterozoic ocean chemistry. *Nature* 396, 450–453.
- Canfield, D.E., 2004. The evolution of the Earth surface sulfur reservoir. *Am. J. Sci.* 304, 839–861.
- Chow, F., Cabral de Oliveira, M., 2008. Rapid and slow modulation of nitrate reductase activity in the red macroalga *Gracilaria chilensis* (Gracilariaceae, Rhodophyta): influence of different nitrogen sources. *J. Appl. Phycol.* 20, 775–782.
- Chow, F., de Oliveira, M.C., Pedersen, M., 2004. In vitro assay and light regulation of nitrate reductase in red alga *Gracilaria chilensis*. *J. Plant Physiol.* 161, 769–776.
- Cooper, R.M., Williams, J.S., 2004. Elemental sulfur as an induced antifungal substance in plant defence. *J. Exp. Bot.* 55, 1947–1953.
- Coskum, D., Britto, D.T., Mingyuan, L., Becker, A., Kronzucker, H.J., 2013. Rapid ammonia gas transport accounts for futile transmembrane cycling under NH<sub>3</sub>/NH<sub>4</sub><sup>+</sup> toxicity in plant roots. *Plant Physiol.* 163, 1859–1867.
- Coyne, K.J., 2010. Nitrate reductase (NR1) sequence and expression in the harmful alga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *J. Phycol.* 46, 135–142.
- Crawford, N.M., Glass, A.D.M., 1998. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Trends Plant Sci.* 3, 389–393.
- Cuevasanta, E., Dencicola, A., Alvarez, B., Möller, M.N., 2012. Solubility and permeation of hydrogen sulfide in lipid membranes. *PLoS One* 7 (4), e34352.
- Czyzowski, B.K., Wang, D.N., 2012. Identification and characterization of a bacterial hydrosulphide ion channel. *Nature* 483, 494–497.
- Dagostad, D., Lien, T., Knutsh, G., 1981. Degradation and compartmentalization of urea in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Arch. Microbiol.* 129, 261–264.
- de Hooten, E.L., Schilling, J., Grossman, A.R., 1989. Structure and expression of the gene encoding the periplasmic arylsulfatase of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Mol. Gen. Genet.* 218, 229–239.
- de Montaju, A., Sanz-Luque, E., Macías, M.I., Galván, A., Fernández, E., 2011. Transcriptional regulation of CDP1 and CYC56 is required for proper NH<sub>4</sub><sup>+</sup> sensing in *Chlamydomonas*. *J. Exp. Bot.* 62, 1425–1437.
- Derelle, E., Ferraz, C., Rombautz, S., et al., 2006. Genome analysis of the smallest free-living eukaryote *Ostreococcus tauri* reveals many unique features. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 11047–11052.
- Dooley, F.D., Nair, S.P., Ward, P.D., 2013. Increased growth and germination success in plants following hydrogen sulfide administration. *PLoS One* 8, e62048.
- Duarte, C.M., Chiscato, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat. Bot.* 65, 159–174.
- Dyhrman, S.T., Anderson, B.M., 2003. Urea activity in cultures and field populations of the toxic dinoflagellate. *Limnol. Oceanogr.* 48, 647–655.
- Ehler, J.J., Hassett, R.P., 1994. A stoichiometric analysis of the zooplankton-phytoplankton interaction in marine and freshwater ecosystems. *Nature* 370, 211–213.
- Ehler, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seasholtz, W.E., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 10, 1135–1142.
- Engelsberger, W.R., Schulz, W.X., 2012. Nitrate and ammonium lead to distinct global dynamic phosphorylation patterns when supplied to nitrogen starved Arabidopsis seedlings. *Plant J.* 73, 978–995.
- Ernstova, E.V., Nikitin, M.M., Lapina, T.V., Zautskaya, Z.M., 2004. Chemotactic behavior of *Chlamydomonas reinhardtii* is altered during gametogenesis. *Curr. Microbiol.* 49, 261–264.
- Farias, E.H.C., Pomin, V.H., Valente, A.P., Nader, H.B., Rocha, H.A.O., Nouran, P.A.S., 2008. A preponderantly 4-sulphated, 3-linked galactan from the green alga *Codium cuticulatum*. *Glycobiology* 18, 250–259.
- Falko, V.R., Oliveira, M.C., Colepicolo, P., 2010. Molecular characterization of nitrate reductase gene and its expression in the marine red alga *Gracilaria tenuispinata* (Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.* 22, 813–822.
- Falkowski, P.G., 1997. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO<sub>2</sub> in the ocean. *Nature* 387, 272–275.
- Falkowski, P.G., Raven, J.A., 2007. *Aquatic Photosynthesis*, 2nd edition. Princeton University Press, Princeton, pp. xiv + 484.
- Fernandez, E., Llamas, A., Galván, A., 2009. Nitrogen assimilation and its regulation. In: Stern, D.B., Harris, E.H. (Eds.), *The Chlamydomonas source book*, vol. 2, second ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 69–113.
- Fiebl, C.B., Behrerfeld, M.J., Randsjö, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* 281, 237–240.
- Flynn, K.J., Hackford, J.C., Baird, M.E., Raven, J.A., Clark, D.B., Boardall, J., Brownlee, C., Fabian, H., Wheeler, G.L., 2012. Changes in pH at the exterior surface of plankton with ocean acidification. *Nat. Clim. Change* 2, 510–511.
- Ford, B.G., 2000. Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. *Biochim. Biophys. Acta* 1485, 649–655.
- Foresi, N., Correa-Aragunde, N., Parisi, G., Calo, G., Sabero, G., Lamattina, L., 2010. Characterization of a nitric oxide synthase from the plant kingdom: NO generation from the green alga *Ostreococcus tauri* is light irradiance and growth phase dependent. *Plant Cell* 22, 3816–3830.
- Frédlich, A., Durzer, J., 2011. The hunt for plant nitric oxide synthase (NOS): is one really needed? *Plant Sci.* 181, 401–404.
- Fry, B., Seaton, R.S., Winters, J.K., Parler, P.L., 1982. Sulphur uptake by salt grasses, mangroves, and seagrasses in anaerobic sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 46, 1121–1124.
- Galván, A., Quesada, A., Fernández, E., 1996. Nitrate and nitrite are transported by different specific transport systems and by a specific transporter in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Biol. Chem.* 271, 2088–2092.
- García-García, J.D., Olin-Sandoval, V., Saavedra, E., Girard, L., Hernández, G., Moreno-Sánchez, R., 2012. Sulfate uptake in photosynthetic *Euglena gracilis*. Mechanisms of regulation and contribution to cysteine homeostasis. *Biochim. Biophys. Acta* 1820, 1567–1575.
- García-Sánchez, M.J., Jaime, M.P., Ramos, A., Sanders, D., Fernández, J.A., 2000. Sodium-dependent nitrate transport at the plasma membrane of leaf cells of the marine higher plant *Zostera marina*. *Plant Physiol.* 122, 879–885.
- Gattuso, J.-P., Frankignoul, M., Wollast, R., 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 405–434.
- Gill, B.C., Lyons, T.W., Saltzman, M.R., 2007. Parallel, high-resolution carbon and sulfur isotope records of the evolving Paleozoic marine sulfur reservoir. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecol.* 256, 156–173.
- Gill, B.C., Lyons, T.W., Young, S., Kump, L., Knoll, A.H., Saltzman, M.R., 2011. Geochemical evidence for widespread euxinia in the later Cambrian ocean. *Nature* 469, 80–83.
- Gilleaudeau, G.J., Kah, L.C., 2013. Oceanic molybdenum drawdown by epeiric sea expansion in the Mesoproterozoic. *Chem. Geol.* 356, 21–37.
- Giordano, M., 2013. Homeostasis: an underestimated focal point of ecology and evolution. *Plant Sci.* 211, 92–101. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.07.008>.
- Giordano, M., Beardall, J., Raven, J.A., 2005a. CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation and evolution. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56, 99–131. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144052>.



- Giordano, M., Chen, Y.N., Koblizek, M., Falkowski, P.G., 2005b. Regulation of nitrate reductase in *Chlamydomonas reinhardtii* by the redox state of the plastoquinone pool. *Eur. J. Phycol.* 40, 345–352. <http://dx.doi.org/10.1080/09670260500334263>.
- Giordano, M., Norici, A., Hell, R., 2005c. Sulfur and phytoplankton: acquisition, metabolism and impact on the environment. *New Phytol.* 166 (2), 371–382. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01335.x>.
- 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.
- Giordano, M., Prioretti, L., 2014. Sulphur and algae: metabolism, ecology and evolution. In: Borowitzka, M.A., Beardall, J., Raven, J.A. (Eds.), *The Physiology of Microalgae*. Springer, Dordrecht, The Netherlands (in press).
- Gojon, A., Krouk, G., Perrine-Walker, F., Laugier, E., 2011. Nitrate transporter(s) in plants. *J. Exp. Bot.* 62, 2299–2308.
- Gonzalez-Ballester, D., Grossman, A.R., 2009. Sulphur: from acquisition to assimilation. In: Stern, D.J., Harris, E.H. (Eds.), *The Chlamydomonas Source Book*, vol. 2, second ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 69–113.
- Goss, R., Wilhelm, C., 2010. Lipids in algae: lichens and mosses. In: Wafar, H., Murata, M. (Eds.), *Lipids in Photosynthesis*. Advances in Photosynthesis and Respiration, vol. 30, p. 117.
- Goss, R., Nerlich, J., Lepetit, B., Schaller, S., Vieler, A., Wilhelm, C., 2009. The lipid dependence of diadinoxanthin de-epoxidation presents new evidence for a macrodomain organization of the diatom thylakoid membrane. *J. Plant Physiol.* 166, 1839–1854.
- Habicht, K.S., Gade, M., Thamdrup, B., Berg, P., Canfield, D.E., 2002. Calibration of sulfate levels in the Archean ocean. *Science* 298, 2372–2374.
- Hagelueken, G., Adams, T.M., Wiehlmann, L., Widow, U., Kolmar, H., Tuemmler, B., Heinz, D.W., Schubert, W.-D., 2006. The crystal structure of SdsA1, an alkylsulfatase from *Pseudomonas aeruginosa*, defines a third class of sulfatases. *Proc. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 7631–7636.
- Handley, L.L., Raven, J.A., 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant Cell Environ.* 15, 965–985.
- Hell, R., Hillebrand, H., 2001. Plant concepts for mineral acquisition and allocation. *Curr. Opin. Biotechnol.* 12, 161–168.
- Hillebrand, M., 2005. Cloning and functional characterization of ammonium transporters from the marine diatom *Cylindrotheca fusiformis* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 41, 105–113.
- Hockin, N.L., Mock, T., Mulholland, F., Kopriva, S., Malin, G., 2012. The response of diatom central carbon metabolism to nitrogen starvation is different from that of green algae and higher plants. *Plant Physiol.* 158, 299–312.
- Hoffmann, R., Bisson, M.A., 1990. *Chara buckleyi*, a charophyte from an unusual saline environment. *Plant Physiol.* 93, 123–127.
- Horita, J., Zimmermann, H., Holland, H.D., 2002. Chemical evolution of seawater during the Phanerozoic: implications from the record of marine evaporites. *Geochim. Cosmochim. Acta* 66, 3733–3756.
- Holmer, M., Storkholm, P., 2001. Sulfate reduction and sulfur cycling in lake sediments: a review. *Freshwater Biology* 46, 431–451.
- Huang, N.C., Liu, K.H., Lo, H.J., Tsay, Y.F., 1999. Cloning and functional characterization of an *Arabidopsis* nitrate transporter gene that encodes a constitutive component of low-affinity uptake. *Plant Cell* 11, 1381–1392.
- Huppe, H.C., Turpin, D.H., 1994. Integration of carbon and nitrogen metabolism in palt and algal cells. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45, 577–607.
- Imamura, S., Kanesaki, Y., Ohnuma, M., Inouye, T., Sekine, Y., Fujiwara, T., et al., 2009. R2R3-type MYB transcription factor, CmMYB1, is a central nitrogen assimilation regulator in *Cyanidioschyzon merolae*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 12548–12553.
- Imamura, S., Terashita, M., Ohnuma, M., Maruyama, S., Minoda, A., Weber, A.P.M., Inouye, T., Sekine, Y., Fujita, Y., Omata, T., Tanaka, K., 2010. Nitrate assimilatory genes and their transcriptional regulation in a unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae*: genetic evidence for nitrite reduction by a sulfite reductase-like enzyme. *Plant Cell Physiol.* 51 (5), 707–717. <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcq043>.
- Jaulneau, V., Lafitte, C., Jacquet, C., Fournier, S., Salamagne, S., Briand, X., Esquerré-Tugayé, M.-Y., Dumas, B., 2010. Ulvan, a sulphated polysaccharide from green algae, activates plant immunity through the jasmonic acid signaling pathway. *J. Biomed. Biotechnol.* <http://dx.doi.org/10.1155/2010/525291> (Article ID 525291), 11 pages.
- Johnson, D.W., 1984. Sulfur cycling in forests. *Biogeochemistry* 1, 29–43.
- Jones, M.R., Leith, I.D., Fowler, D., Raven, J.A., Sutton, M.A., Nemiz, E., Cape, J.N., Sheppard, L.J., Smith, R.I., Theobald, M.R., 2007a. Concentration-dependent NH<sub>3</sub> deposition processes for mixed moorland semi-natural vegetation. *Atmos. Environ.* 41, 2049–2060.
- Jones, M.R., Leith, I.D., Fowler, D., Raven, J.A., Sutton, M.A., Nemiz, E., Cape, J.N., Sheppard, L.J., Smith, R.I., 2007b. Concentration-dependent NH<sub>3</sub> deposition processes for stomatal and non-stomatal moorland species. *Atmos. Environ.* 41, 8980–8994.
- Kanamaru, K., Wang, R., Su, W., Crawford, N.M., 1999. Ser-534 in the hinge region I of *Arabidopsis* nitrate reductase is conditionally required for the binding of 14-3-3 proteins and the *in vitro* inhibition of NR<sub>1</sub>. *J. Biol. Chem.* 274, 4160–4165.
- Kah, L.C., Lyons, T.W., Frank, T.D., 2004. Low marine sulphate and protracted oxygenation of the Proterozoic biosphere. *Nature* 431, 834–838.
- Kahnert, A., Kertesz, M.A., 2000. Characterization of a sulphur-regulated oxygenative alkylsulfatase from *Pseudomonas putida* 5-313. *J. Biol. Chem.* 275, 31661–31667.
- Kataoka, T., Watanabe-Takahashi, A., Hayashi, N., Ohnishi, M., Mimura, T., Buchner, K., 2004. Vacuolar sulfate transporters are essential determinants controlling internal distribution of sulfate in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 16, 2693–2704.
- Keller, M.D., Kiene, R.P., Matrai, P.A., Bellows, W.K., 1999. Production of glycine betaine and dimethylsulfoniopropionate in marine phytoplankton II. N-limited chemostat cultures. *Marine Biology* 135, 249–257.
- Kertesz, M.A., 2000. Riding the sulfur cycle—metabolism of sulfonates and sulfate esters in Gram-negative bacteria. *FEMS Microbiol. Rev.* 24, 135–175.
- Kirk, D.L., Kirk, M.M., 1978. Carrier-mediated uptake of arginine and urea by *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* 61, 556–560.
- Kobayashi, M., Rodriguez, R., Lam, C., Omata, T., 1997. Involvement of the C-terminal domain of an ATP-binding subunit in the regulation of the ABC-type nitrate/nitrite transporter of the cyanobacterium *Synechococcus* sp. Strain PCC 7942. *J. Biol. Chem.* 272, 27197–27201.
- Kojima, S., Bohner, A., von Wirén, N., 2007a. Molecular mechanism of urea transport in plants. *J. Membr. Biol.* 212, 83–91.
- Kojima, S., Bohner, A., Gasser, B., Yuan, L., von Wirén, N., 2007b. AtDUR3 represents the major transporter for high-affinity urea transport across the plasmalemma of nitrogen-deficient *Arabidopsis* roots. *Plant J.* 52L, 30–40.
- Kopriva, S., Mugford, S.G., Baraniecka, P., Lee, B.R., Malthewman, C.A., Koprivova, A., 2012. Control of sulfur partitioning between primary and secondary metabolism in *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.* 3, 163. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2012.00163>.
- Koprivova, A., Giovannetti, M., Baraniecka, P., Lee, B.-R., Grondin, C., Loudet, O., Kopriva, S., 2013. Natural variation in the ATP5I isoform of ATP sulfurylase contributes to the control of sulfate levels in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 163, 1–9.
- Kotzur, Z., Siddiqi, Y.M., Class, A.D.M., 2013. Characterization of nitrite uptake by *Arabidopsis thaliana*: evidence for a nitrite-specific transporter. *New Phytol.* 200, 201–210. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12358>.
- Kronzucker, H.J., Britto, D.T., Davenport, R.J., Tester, M., 2001. Ammonium toxicity and the real cost of transport. *Trends Plant Sci.* 6, 336–337.
- Krouk, G., Mirowski, P., LeCun, Y., Shasha, D.E., Coruzzi, G.M., 2010a. Predictive network modeling of the high resolution dynamic plant transcriptome in response to nitrate. *Genome Biol.* 11, R123.
- Krouk, G., Crawford, N.M., Coruzzi, G.M., Tsay, Y.F., 2010b. Nitrate signaling: adaptation to fluctuating environments. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13, 266–273.
- Lamers, L.P.M., Govers, L.L., Janssen, L.C.J.M., Geurts, J.J.M., Van der Wel, M.E.W., Van Katwijk, M.M., Van der Heide, T., Roelofs, J.G.M., Smolders, A.J.P., 2013. Sulfide as a soil phytotoxin—a review. *Front. Plant Sci.* 4 (article 268).
- Lambeck, I.C., Fischer-Schrader, K., Niks, D., Roeper, J., Chi, J.-C., Hille, R., Schwarz, G., 2012. Molecular mechanisms of 14-3-3 protein-mediated inhibition of plant nitrate reductase. *J. Biol. Chem.* 287, 4562–4571.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R., Smith, S.E., 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends Ecol. Evol.* 23, 95–103. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>.
- Laudenbach, D.E., Grossman, A.R., 1991. Characterization and mutagenesis of sulphur-regulated genes in a cyanobacterium: evidence for function in sulphate transport. *J. Bacteriol.* 173, 2739–2750.
- Leftley, J.W., Syrett, P.J., 1973. Urease and ATP: urea amidolyase in unicellular algae. *J. Gen. Microbiol.* 77, 109–115.
- Leran, S., Varala, K., Boyer, C., Chiurazzi, M., Crawford, N., Daniel-Vedele, F., David, L., Dickstein, R., Fernandez, E., Forde, B., Gassmann, W., Geiger, D., Gojon, A., Gong, J.-M., Halkier, B.A., Harris, J.M., Hedrich, R., Limami, A.M., Rentsch, D., Seo, M., Tsay, Y.F., Zhang, M., Coruzzi, G., Lacombe, B., 2014. A unified nomenclature of NITRATE TRANSPORTER 1/PEPTIDE TRANSPORTER family members in plants. *Trends Plant Sci.* 19, 5–9.
- Lillo, C., Meyer, C., Ruoff, P., 2001. The nitrate reductase circadian system. The central clock dogma contra multiple oscillatory feedback loops. *Plant Physiol.* 125, 1554–1557.
- Lindberg, P., Melis, A., 2008. The chloroplast sulfate transport system in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Planta* 228, 951–961.
- Lisjak, M., Teklic, T., Wilson, I.D., Whiteman, M., Hancock, J.T., 2013. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell Environ.* 36, 1607–1616.
- Liu, K.H., Tsay, Y.F., 2003. Switching between the two action modes of the dual-affinity nitrate transporter CHL1 by phosphorylation. *EMBO J.* 22, 1005–1013.
- Liu, L.-H., Ludewig, U., Frommer, W.S., von Wirén, N., 2003. AtDUR3 encodes a new type of high-affinity urea/H<sup>+</sup> symporter in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 15, 790–800.
- Lopez-Lazano, A., Diez, J., El Alaoui, S., Moreno-Vivian, C., Garcia-Fernandez, J.M., 2002. Nitrate is reduced by heterotrophic bacteria but not transferred to *Prochlorococcus* in non-axenic cultures. *FEMS Microbiol. Ecol.* 41, 151–160.
- Luo, G.M., Kump, L.R., Wang, Y.B., Tong, J.N., Arthur, M.A., Yang, H., Huang, J.H., Yin, H.F., Xie, S.C., 2010. Isotopic evidence for an anomalously low oceanic sulfate concentration following end-Permian mass extinction. *Earth Planetary Sci. Lett.* 300, 101–111.
- Maberly, S.C., King, L., Dent, M.M., Jones, R.L., Gibson, C.E., 2002. Nutrient limitation of phytoplankton and periphyton growth in upland lakes. *Freshwater Biol.* 47, 2136–2152.
- MacKintosh, C., 2004. Dynamic interactions between 14-3-3-proteins and phosphoproteins regulate diverse cellular processes. *Biochem. J.* 381, 329–342.
- Mariscal, V., Moulin, P., Orsel, M., Miller, A.J., Fernandez, E., Galvan, A., 2006. Differential regulation of *Chlamydomonas* Nar1 gene family by carbon and nitrogen. *Protist* 157, 421–433.
- Martin, A.P., Condon, D.J., Prave, A.R., Melezhik, V.A., Lepland, A., Fallick, A.E., 2013. Dating the termination of the Paleoproterozoicomagundi–Jatuli carbon isotope Event in the North Transfennoscandian Greenstone Belt. *Precambrian Res.* 224, 160–168.



- Martinoia, E., Maeshima, M., Neuhaus, H.E., 2007. Vacuolar transporters and their essential role in plant metabolism. *J. Exp. Bot.* 58, 83–102.
- Martiny, A.C., Kathuria, S., Berube, P.M., 2009. Widespread metabolic potential for nitrite and nitrate assimilation among *Prochlorococcus* ecotypes. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 10787–10792.
- Maryama-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.
- Masclaux-Daubresse, C., Daniel-Vedele, F., Dechognat, J., Chardon, F., Gauchon, L., Suzuki, A., 2010. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Ann. Bot.* 105, 1141–1157. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcq028>.
- McClintock, M., Higginbotham, N., Uribe, E.G., Cleland, K.E., 1982. Active, irreversible accumulation of extreme levels of H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> in the brown alga *Desmarestia*. *Plant Physiol.* 70, 771–774.
- McDonald, S.M., Plant, J.N., Warden, A.Z., 2010. The mixed lineage nature of nitrogen transport and assimilation in marine eukaryotic phytoplankton: a case study of *Micromonas*. *Mol. Biol. Evol.* 27, 2268–2283.
- Meis, A., Chen, H.-C., 2005. Chloroplast sulfate transport in green algae—genes, proteins and effects. *Photosynth. Res.* 86, 299–307.
- Molis, M., Wessels, H., Hagen, W., Karsten, U., Wiencke, C., 2009. Do sulphuric acid and the brown alga *Desmarestia viridis* support community structure of Arctic kelp patches by altering grazing impact, distribution pattern and feeding behavior of sea urchins. *Polar Biol.* 32, 72–81.
- Moore, L.R., Post, A.F., Rocap, G., Chisholm, S.W., 2002. Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Limnol. Oceanogr.* 47, 989–996.
- Moss, B., 1969. Limitation of algal growth in some central African waters. *Limnol. Oceanogr.* 14, 591–601.
- Muñoz-Blanco, J., Moyano, E., Cardenas, J., 1990. Extracellular deamination of amino acids by *Chlamydomonas reinhardtii* cells. *Planta* 182, 194–198.
- Narcy, P., Bouguyon, E., Goujon, A., 2013. Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource. *Plant Soil* 370, 1–29.
- Nakayama, M., Akashi, T., Hase, T., 2000. Plant sulfite reductase: molecular structure, catalytic function and interaction with ferredoxin. *J. Inorg. Biochem.* 82, 27–32.
- Nåsholm, T., Kjelland, K., Haneteg, U., 2009. Uptake of organic nitrogen in plants. *New Phytol.* 182, 31–48.
- Navarro, M.T., Guerra, E., Fernandez, E., Galvan, A., 2000. Nitrite reductase mutants as an approach to understanding nitrate assimilation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiol.* 122, 283–290.
- Navarro-González, R., McKay, C.P., Mvondo, D.N., 2001. A possible nitrogen crisis for Archaeans life due to reduced nitrogen fixation by lightning. *Nature* 412, 61–64.
- Newton, R.J., Reeves, E.P., Kafousia, N., Wignall, P.B., Bottrell, S., Sha, J.-G., 2011. Low marine sulfate concentrations and the isolation of the European epicontinental sea during the Early Jurassic. *Geol.* 39, 7–10.
- Norici, A., Hell, R., Giordano, M., 2005. Sulfur and primary production in aquatic environments: an ecological perspective. *Photosynth. Res.* 86, 409–417.
- Orsel, M., Chopin, F., Leleu, O., Smith, S.J., Krapp, A., Daniel-Vedele, F., Miller, A.J., 2006. Characterization of a two-component high affinity nitrate uptake system in *Arabidopsis*. Physiology and protein-protein interaction. *Plant Physiol.* 142, 1304–1317.
- Ottosen, L.D.M., Risgaard-Petersen, N., Nielsen, L.P., 1999. Direct and indirect measurements of nitrification and denitrification in the rhizosphere of aquatic macrophytes. *Aquat. Microb. Ecol.* 19, 81–91.
- Papineau, D., 2010. Global biogeochemical changes at both ends of the Proterozoic: insights from phosphorites. *Astrobiology* 10, 165–181.
- Papineau, D., Purohit, R., Fogel, M.L., Shields-Zhou, G.A., 2013. High phosphate availability as possible cause for massive cyanobacterial production of oxygen in the Paleoproterozoic atmosphere. *Earth Planet. Sci. Lett.* 302, 225–236.
- Partin, C.A., Bekker, A., Planavsky, N.J., Scott, C.T., Gill, B.C., Li, C., Podkovyrov, V., Maslov, A., Konhauser, K.O., Lalonde, S.V., Love, G.D., Poulton, S.W., Lyons, T.W., 2013. Large-scale fluctuations in Precambrian atmospheric and oceanic oxygen levels from the record of U in shales. *Earth Planet. Sci. Lett.* 369–370, 284–293.
- Patron, N., Durnford, D., Kopriva, S., 2008. Sulfate assimilation in Eukaryotes: evolutionary origins and subcellular localisation. *BMC Evol. Biol.* 8, 39. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-8-39>.
- Pelletreau, K.N., Muller-Parker, G., 2002. Sulfuric acid in the phaeophyte alga *Desmarestia munda* deters feeding by the sea urchin *Strongylocentrotus drobachensis*. *Mar. Biol.* 141, 1–9.
- Petrychenko, O.Y., Peryt, T.M.T., Chechel, E.I., 2005. Early Cambrian seawater chemistry from fluid inclusions in halite from Siberian evaporites. *Chem. Geol.* 219, 149–161.
- Pilgrim, M.L., Caspar, T., Quail, P.H., McClung, C.R., 1993. Circadian and light regulated expression of nitrate reductase in *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 23, 349–364.
- Planavsky, N.J., Rouxel, O.J., Bekker, A., Lalonde, S.V., Konhauser, K.O., Reinhard, C.T., Lyons, T.W., 2010. The evolution of the marine phosphate reservoir. *Nature* 467, 1088–1090.
- Planavsky, N.J., Bekker, A., Hoffman, A., Owens, J.D., Lyons, T.W., 2012. Sulfur records of rising and falling oxygen and sulfate levels during the Lomagundi event. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 109, 18300–18305.
- Pomin, V.H., 2010. Structural and functional insights into sulfated galactams: a systematic review. *Glycoconjugate J.* 27, 1–12.
- Popper, Z.A., Tuohy, M.G., 2010. Beyond the green: understanding the evolutionary puzzle of plant and algal cell walls. *Plant Physiol.* 152, 373–383. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.110.158055>.
- Pootakham, W., Gonzalez-Ballester, D., Grossman, A.R., 2010. Identification and regulation of plasma membrane sulphate transporters in *Chlamydomonas*. *Plant Physiol.* 153, 1653–1668.
- Quesada, A., Gomez-Garcia, I., Fernandez, E., 2000. Involvement of chloroplast and mitochondria redox valves in nitrate assimilation. *Trends Plant Sci.* 5, 463–464.
- Quigg, A., Irwin, A.J., Finkel, Z.V., 2011. Evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in phytoplankton. *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 278, 526–534.
- Rai, A.N., Bergman, B., Rasmussen, U., 2003. Cyanobacteria in Symbiosis. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Ratti, S., Giordano, M., 2008. Allocation of sulfur to sulfonium compounds in microalgae. In: Khan, N.A., Singh, S., Umar, S. (Eds.), *Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 317–333.
- Ratti, S., Knoll, A.H., Giordano, M., 2011. Did sulfate availability facilitate the evolutionary expansion of chlorophyll *a*+*c* phytoplankton in the oceans? *Geobiology* 9, 301–312. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4669.2011.00284.x>.
- Ratti, S., Knoll, A.H., Giordano, M., 2013. Grazers and phytoplankton growth in the oceans: an experimental and evolutionary perspective. *PLoS One* 8(10), e77349. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0077349>.
- Rauen, H.M., 1964. *Biochemisches Taschenbuch*. Springer, Berlin.
- Rausch, T., Wächter, A., 2005. Sulfur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. *Trends Plant Sci.* 10, 503–509.
- Raven, J.A., 1984. *Energetics and Transport in Aquatic Plants*. AR Liss, New York, NY.
- Raven, J.A., 2003. Can plants rely on nitrate? *Trends Plant Sci.* 8, 314–315.
- Raven, J.A., 2012. Protein turnover and plant RNA and phosphorus requirements in relation to nitrogen fixation. *Plant Sci.* 188–189, 25–35.
- Raven, J.A., 2013a. The evolution of autotrophy in relation to phosphorus requirement. *J. Exp. Bot.* 64, 4023–4046.
- Raven, J.A., Smith, F.A., 1976. Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. *New Phytol.* 76, 415–431.
- Raven, J.A., 2013b. Half a century of pursuing the pervasive proton. In: Lüttge, U., et al. (Eds.), *Progress in Botany*, vol. 74, pp. 3–34. [Doi 10.1007/978-3-642-30967-0\\_1](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-30967-0_1).
- Raven, J.A., 1986. Biochemical disposal of excess H<sup>+</sup> in plants? *New Phytol.* 104, 175–206.
- Raven, J.A., Wollenweber, B., Handley, L.L., 1992a. Ammonia and ammonium fluxes between photolithotrophs and the environment in relation to the global nitrogen cycle. *New Phytol.* 121, 5–18.
- Raven, J.A., Wollenweber, B., Handley, L.L., 1992b. A comparison of ammonium and nitrate as nitrogen sources for photolithotrophic. *New Phytol.* 121, 19–32.
- Raven, J.A., Scrimgeour, C.M., 1997. The influence of anoxia in plants from saline habitats with special reference to the sulphur cycle. *Ann. Bot.* 79 (Suppl A), 79–85.
- Raven, J.A., Beardall, J., Larkum, A.W.D., Sanchez-Baracaldo, P., 2013. Interactions of photosynthesis with genome size and function. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 368, 2012.0264.
- Ravina, C.G., Chang, C.-I., Tsakraklides, G.P., McDermott, J.P., Vega, J.M., Leustek, T., Gotor, C., Davies, J.P., 2002. The sac mutants of *Chlamydomonas reinhardtii* reveal transcriptional and posttranscriptional control of cysteine hincsynthesis. *Plant Physiol.* 130, 2076–2084.
- Rees, T.A.V., Cresswell, R.C., Syrett, P.J., 1980. Sodium-dependent uptake of nitrate and urate by a marine diatom. *Biochim. Biophys. Acta* 596, 141–144.
- Reid, R.J., Mimura, T., Ohsumi, Y., Walker, N.A., Smith, F.A., 2000. phosphate uptake in *Chlorella*: membrane transport via Na<sup>+</sup>/Pi cotransport. *Plant Cell Environ.* 23, 223–228.
- Reinhard, C.T., Planavsky, N.J., Robbins, C.J., Partin, C.A., Gill, B.C., Lalonde, S.V., Bekker, A., Konhauser, K.O., Lyons, T.W., 2013. Proterozoic ocean redox and biogeochemical stasis. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 5357–5362.
- Rentsch, D., Schmidt, S., Tegeder, M., 2007. Transporters for uptake and allocation of organic nitrogen compounds on plants. *FEBS Lett.* 581, 2281–2289.
- Rexach, J., Montero, B., Fernandez, E., Galvan, A., 1999. Differential regulation of the high affinity nitrate transport systems III and IV in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Biol. Chem.* 274, 27801–27806.
- Risgaard-Petersen, N., Jensen, K., 1997. Nitrification and denitrification in the rhizosphere of the aquatic macrophyte *Lubelia dortmanna* L. *Limnol. Oceanogr.* 42, 529–537.
- Ritchie, R.J., 1996. Sulphate transport in the cyanobacterium *Synechococcus* R2 (*Anacystis nidulans*, S. *leopoldensis*) PCC 7942. *Plant Cell Environ.* 19, 1307–1315.
- Robic, A., Rondeau-Mouro, C., Sassi, J.F., Lerat, Y., Lahaye, M., 2009. Structure and interactions of Ulva in the cell wall of the marine green alga *Ulva rotundata* (Ulvales, Chlorophyceae). *Carbohydr. Polym.* 77, 206–216.
- Rowell, P., James, W., Smith, W.L., Handley, L.L., Scrimgeour, C.M., 1998. <sup>15</sup>N discrimination in molybdenum- and vanadium-grown N<sub>2</sub>-fixing *Anabaena variabilis* and *Azotobacter vinelandii*. *Soil Biol. Biochem.* 30, 2171–2180.
- Ruan, Z., 2013. Energy partitioning between the CO<sub>2</sub> concentrating mechanism and N assimilation in the cyanobacterium *Synechococcus* UTEX 2380 repercussions on cell composition and stoichiometry. In: Ph.D. Thesis Università Politecnica delle Marche, Ancona, Italy.
- Rubio, L., Linares-Rueda, A., García-Sánchez, M.J., Fernandez, J.A., 2005. Physiological evidence for a sodium-dependent high-affinity phosphate and nitrate transport at the plasma membrane of leaf and root cells of *Zistera marina*. *J. Exp. Bot.* 56, 613–622.
- Sakihama, Y., Nakamura, S., Yamasaki, H., 2002. Nitric oxide production mediated by nitrate reductase in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*: an alternative NO production pathway in photosynthetic organisms. *Plant Cell Physiol.* 43, 290–297.
- Sanz-Luque, E., Ocana-Calahorra, F., Llana, A., Galvan, A., Fernandez, E., 2013. Nitric oxide controls nitrate and ammonium assimilation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Exp. Bot.* 64, 3373–3383.
- Sanchez-Baracaldo, P., Ridgwell, A., Raven, J.A., 2014. A Neoproterozoic transition in the marine nitrogen cycle. *Curr. Biol.* 6, 652–657.
- Sasaki, H., Kataoka, H., Kamiya, M., Karai, H., 2002. Accumulation of sulfuric acid in Dicyotales (Pheophyceae): taxonomic distribution and ion chromatography of cell extracts. *J. Phycol.* 35, 732–739.
- Schmalenberger, A., Noll, M., 2014. Bacterial communities in grassland turfs respond to sulphate addition while fungal communities remain largely unchanged. *Eur. J. Soil Biol.* 61, 12–19.



- Schmidt, S., Raven, J.A., Paungfoo-Lonbienne, C., 2013. The mixotrophic nature of photosynthetic plants. *Funct. Plant Biol.* 40, 425–438. Doi: 10.1071/FP13061.
- Schnell, R., Sandalova, T., Hellman, U., Lindqvist, Y., Schneider, G., 2005. Siroheme- and [Fe4-S4]-dependent NirA from *Mycobacterium tuberculosis* is a Sulfite Reductase with a Covalent Cys-Tyr Bond in the Active Site. *J. Biol. Chem.* 280, 27319–27328.
- Scott, C., Wing, B.A., Bekker, A., Planavsky, N.J., Medvedev, P., Bates, S.M., Yun, M., Lyons, T.W., 2014. Pyrite multiple-sulfur isotope evidence for rapid expansion and contraction of the early Proterozoic seawater sulfate reservoir. *Earth Planet. Sci. Lett.* 389, 95–104.
- Segel, I.H., 1975. *Biochemical Calculations*. Wiley, New York, NY.
- Shen, Y., Canfield, D.E., Knoll, A.H., 2002. Middle Proterozoic ocean chemistry: evidence from the McArthur Basin, Northern Australia. *Am. J. Sci.* 302, 81–109.
- Sheremeti, I., Sopory, S.K., Trebicka, A., Pfannschmidt, T., Oelmüller, R., 2002. Photosynthetic electron transport determines Nitrate Reductase gene expression and activity in higher plants. *J. Biol. Chem.* 277, 46594–46600.
- Shibagaki, N., Grossman, A.R., 2010. Binding of cysteine synthase to the STAS domain of sulfate and its regulatory consequences. *J. Biol. Chem.* 285, 25094–25102.
- Sirko, A., Hryniewicz, M., Hulanicka, D., Böck, A., 1990. Sulfate and thiosulfate transport in *Escherichia coli* K-12: nucleotide sequence and expression of the *cysTWAM* gene cluster. *J. Bacteriol.* 172, 3351–3357.
- Smith, F.W., Ealing, P.M., Hawkesford, M.J., Clarkson, D.T., 1995. Plant members of a family of sulfate transporters reveal functional subtypes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92, 9373–9377.
- Sohn, J.A., Webb, E.A., Capone, D.G., 2011. Emerging patterns of marine nitrogen fixation. *Nat. Rev. Microbiol.* 9, 499–508.
- Solomon, C.M., Collier, J.L., Berg, G.M., Gilbert, P.M., 2010. Role of urea in microbial metabolism in aquatic systems: a biochemical and molecular review. *Aquat. Microb. Ecol.* 59, 67–88.
- Soupenne, E., King, N., Field, E., Liu, P., Niyogi, K.K., Huang, C.H., Kustu, S., 2002. Rhesus expression in a green alga is regulated by CO<sub>2</sub>. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 7769–7773.
- Soupenne, E., Inweed, W., Kustu, S., 2004. Lack of the Rhesus protein Rh1 impairs growth of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* at high CO<sub>2</sub>. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101, 7787–7792.
- Stefels, J., 2000. Physiological aspects of the production and conversion of DMSP in marine algae and higher plants. *J. Sea Res.* 43, 183–197.
- Stewart, J.J., Coyne, K.J., 2011. Analysis of raphidophyte assimilatory nitrate reductase reveals unique domain architecture incorporation of a 2/2 hemoglobin. *Plant Mol. Biol.* 77, 5565–5575.
- Stitt, M., 1999. Nitrate regulation of metabolism and growth. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2, 178–186.
- Takahashi, H., 2010. Sulfate transport and assimilation in plants. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 281, 129–159.
- Sugiura, M., Georgescu, M.N., Takahashi, M., 2007. A nitrite transporter associated with nitrite uptake by higher plant chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 48, 1022–1035. <http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcm073>.
- Takahashi, H., Buchner, P., Yoshimoto, N., Hawkesford, M.H., Shiu, S.-H., 2012. Evolutionary relationships and functional diversity of plant sulfate transporters. *Front. Plant Sci.* 2, 119. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2011.00119>.
- Takahashi, H., Kopriva, S., Giordano, M., Saito, K., Heil, R., 2011. Sulfur assimilation in photosynthetic organisms: molecular functions and regulations of transporters and assimilatory enzymes. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62, 157–184. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103921>.
- Thauer, R.K., Jungermann, K., Decker, K., 1977. Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria. *Bacteriol. Rev.* 41 (1), 100–180.
- Thompson, A.W., Foster, R.A., Krupke, A., Carter, B.J., Musat, N., Vulot, D., Kuypers, M.M.M., Zehr, J.P., 2012. Unicellular cyanobacterium symbiotic with a single-celled eukaryotic alga. *Science* 337, 1546–1550.
- Tischner, R., Planchet, E., Kaiser, W.M., 2004. Mitochondrial electron transport as a source for nitric oxide in the unicellular alga *Chlorella sorokiniana*. *FEBS Lett.* 576, 151–155.
- Ullrich, W.R., Larsson, M., Larsson, C.M., Lesch, S., Novacky, A., 1984. Ammonium uptake in *Lemna gibba* G1, related membrane potential changes, and inhibition of amino uptake. *Physiol. Plant.* 61, 369–376.
- Van Mooy, B.A.S., Roca, G., Fredricks, H.F., Evans, C.T., Devol, A.H., 2006. Sulfolipids dramatically decrease phosphorus demand in oligotrophic marine environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 8607–8612.
- Van Mooy, B.A.S., Fredricks, H.F., Pedler, B.E., Dyhrman, S.T., Karl, D.M., Koblizek, M., Lomas, M.W., Mincer, T.J., Moore, L.R., Moutin, T., Rappe, M.S., Webb, E.A., 2009. Phytoplankton in the ocean use non-phosphorus lipids in response to phosphorus scarcity. *Nature* 458, 69–72.
- Vieler, A., Wilhelm, C., Goss, R., Süß, R., Schiller, J., 2007. The lipid composition of the unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii* and the diatom *Cyclotella meneghiniana* investigated by MALDI-TOF MS and TLC. *Chem. Phys. Lipids* 150, 143–155.
- Walker, N.A., Reid, R.J., Smith, F.A., 1993. The uptake and metabolism of urea by *Chara australis*. IV. Symport with sodium—a slip model for the high and low affinity systems. *J. Membr. Biol.* 136, 263–271.
- Wang, R., 2003. The gasotransmitter role of hydrogen sulfide. *Antioxid. Redox Signaling* 5, 493–501.
- Wang, R., Tischner, R., Gutierrez, R.A., Hoffman, M., Xing, X., Chen, M., Coruzzi, G., Crawford, N.M., 2004. Genomic analysis of the nitrate response using a nitrate reductase-null mutant of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 136, 2512–2522.
- Wang, W.-H., Köhler, B., Cao, F.-Q., Liu, L.-H., 2008. Molecular and physiological aspects of urea transport in higher plants. *Plant Sci.* 175, 467–477.
- Wang, R., Liu, D., Crawford, N.M., 1998. The *Arabidopsis* CHL1 protein plays a major role in high-affinity nitrate uptake. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 15134–15139.
- Waraich, E.A., Ahmad, R., Saifullah Ashraf, M.Y., Ehsanullah, 2011. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Aust. J. Crop Sci.* 5, 764–777.
- Weiss, M., Haimovich, G., Pick, U., 2001. Phosphate and sulfate uptake in the halotolerant alga *Dunaliella* are driven by Na<sup>+</sup>-symport mechanism. *J. Plant Phys.* 158, 1219–1525.
- Werner, A.K., Medina-Escobar, N., Zulawski, M., Sparkes, I.A., Cao, F.Q., Witte, C.-P., 2013. The ureide-degrading reactions of purine ring catabolism employ three amidohydrolases and one aminohydrolase in *Arabidopsis*, soybean, and rice. *Plant Physiol.* 163, 672–681.
- White, P.J., Bowen, M.C., Marshall, B., Broadly, M.R., 2007. Extraordinarily high leaf selenium to sulfur ratios define 'Se-accumulator' plants. *Ann. Bot.* 100, 111–118.
- Williams, S.K., Hodson, R.C., 1977. Transport of urea at low concentrations in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Bacteriol.* 130, 266–273.
- Witte, C.-P., 2011. Urea metabolism in plants. *Plant Sci.* 180, 431–438.
- Wium-Andersen, S.S., Anthoni, U., Christophersen, C., Houen, G., 1982. Allelopathic effects on phytoplankton of substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos* 39, 187–190.
- Yano, T., Kaiya, M., Arai, S., Kawai, H., 2004. Morphological homoplasmy in Japanese *Plocamium* species (Plocamiales, Rhodophyta) inferred from the Rubisco spacer sequence and intracellular acidity. *Phycologia* 43, 383–393.
- Young, E.B., Dring, M.J., Savidge, J.G., Birckett, D.A., Berges, J., 2007. Seasonal variations in nitrate reductase activity and internal N pools in intertidal brown algae are correlated with ambient nitrate concentrations. *Plant Cell Environ.* 30, 764–774.
- Zehr, J.P., 2011. Nitrogen fixation by marine cyanobacteria. *Trend Microbiol.* 19, 162–173.
- Zhang, B., Pasini, R., Dab, H., Joshi, N., Zhao, Y., Lesustek, T., 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.
- Zhou, J.J., Theodoulou, F.L., Muldin, I., Ingemarsson, B., Mille, A.J., 1998. Cloning and functional characterization of a *Banisia nopus* transporter that is able to transport nitrate and histidine. *J. Biol. Chem.* 273, 12017–12023.



برای خرید فرمت ورد این ترجمه، بدون واتر مارک، اینجا کلیک نمائید.





این مقاله، از سری مقالات ترجمه شده رایگان سایت ترجمه فا میباشد که با فرمت PDF در اختیار شما عزیزان قرار گرفته است. در صورت تمایل میتوانید با کلیک بر روی دکمه های زیر از سایر مقالات نیز استفاده نمایید:

لیست مقالات ترجمه شده ✓

لیست مقالات ترجمه شده رایگان ✓

لیست جدیدترین مقالات انگلیسی ISI ✓

سایت ترجمه فا ؛ مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده از نشریات معتبر خارجی