

University of Groningen

## Regulation of sulfate metabolism in C4 plants

Ausma, Ties

DOI:  
[10.33612/diss.214080244](https://doi.org/10.33612/diss.214080244)

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*  
Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*  
2022

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Ausma, T. (2022). *Regulation of sulfate metabolism in C4 plants: A whole plant perspective*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.214080244>

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

*Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.*

S

**Samenvatting**  
(Summary in Dutch)



## SAMENVATTING

Dit proefschrift beschrijft de invloed van C<sub>4</sub> fotosynthese op de regulatie van de sulfaatopname en -reductie op het hele plant niveau. Zwavel is een essentieel macronutriënt voor het fysiologisch functioneren van planten (**hoofdstuk 1**). Het element is aanwezig in de aminozuren cysteine en methionine, wat bouwstenen zijn van eiwitten. Zwavel bevindt zich ook in andere verbindingen, waaronder verbindingen, die cruciaal zijn voor de smaak, geur en kleur van gewasproducten. Planten verkrijgen zwavel veelal als sulfaat via de wortel. Sulfaat wordt, na opname via specifieke transporters, gereduceerd tot sulfide en vervolgens ingebouwd in cysteine. Cysteine vormt een centraal molecuul in het zwavelmetabolisme van waaruit eiwitten en andere zwavelhoudende verbindingen worden gemaakt.

Het is belangrijk om te begrijpen hoe planten sulfaat metaboliseren tot cysteine, omdat de suboptimale beschikbaarheid van zwavel wereldwijd (ook in Nederland) de kwantiteit en de kwaliteit van gewasproducten beperkt. Zwavelonderzoek draagt bij aan het verbeteren van zwavelbemesting en de identificatie van veredelingsdoelen voor een efficiënte sulfaatopname en -verwerking. Het is vooral belangrijk om zwavelonderzoek te doen aan planten, die C<sub>4</sub> fotosynthese hebben [zoals maïs (*Zea mays*) en sorghum (*Sorghum bicolor*)], omdat deze planten mogelijk in toenemende mate in de landbouw worden ingezet. C<sub>4</sub> planten hebben geschikte eigenschappen om zowel de opbrengsten als de duurzaamheid van de landbouw te verhogen. In vergelijking met planten, die C<sub>3</sub> fotosynthese hebben, kunnen C<sub>4</sub> planten groeien met een hoge productiviteit, terwijl ze water en stikstof efficiënt gebruiken. Daarom analyseert dit proefschrift de gevolgen van C<sub>4</sub> fotosynthese voor de regulatie van de sulfaatopname en -reductie op het hele plant niveau.

**Hoofdstuk 2** benadrukt echter eerst het belang van zwavel voor planten. Het hoofdstuk beschrijft de effecten van zwavel-, stikstof- en fosforgebrek op bloemeigenschappen. Zwavelgebrek resulteerde in minder bloemen per plant, misvormde bloemen en een afwijkende grootte en chemische samenstelling van het stuifmeel. Daarnaast verminderde zwavelgebrek de kleur van gele bloemen, hoewel het geen invloed had op de kleur van paarse, rode en witte bloemen. De verminderde gele bloemkleur was toe te schrijven aan een verminderde aanmaak van violaxanthine, luteïne en andere carotenoiden. De effecten van zwavelgebrek op bloemeigenschappen waren specifiek voor zwavelgebrek, want stikstof- en fosforgebrek hadden nauwelijks effect op bloemeigenschappen. Het is duidelijk dat zwavelgebrek de productie van bloemen negatief beïnvloed. De

afwijkende bloemeigenschappen, die gepaard gaan met zwavelbeperking, verminderen de aantrekkelijkheid van de plant voor bestuivers, wat waarschijnlijk gevolgen heeft voor de voortplanting van planten en de fitness van bestuivers. Daarom kan zwavelgebrek het functioneren van (landbouw)ecosystemen belemmeren.

Het begassen van planten met atmosferisch waterstofsulfide ( $H_2S$ ) is een goede methode om inzicht te krijgen in de regulatie van de sulfaatopname en -reductie op het hele plant niveau. **Hoofdstuk 3** geeft een overzicht van de effecten van atmosferisch  $H_2S$  op planten.  $H_2S$  is een gas met een duidelijke rotte eierengeur dat in diverse gebieden in hoge concentraties aanwezig is (bijvoorbeeld nabij vulkanen en in regio's met vervuilende industrie of landbouw). Planten nemen atmosferisch  $H_2S$  op via huidmondjes in de bladeren. Hoewel  $H_2S$  giftig is boven een drempelconcentratie, kunnen planten ook profiteren van  $H_2S$ . Planten kunnen  $H_2S$  direct gebruiken als zwavelbron voor de aanmaak van cysteine en ze kunnen zelfs groeien met  $H_2S$  als enige zwavelbron (i.e., in de afwezigheid van sulfaat in het wortelmilieu). Hoewel er geen relatie is tussen de mate van  $H_2S$ -metabolisme en de  $H_2S$ -gevoeligheid van een plant, kan er een sterke relatie bestaan tussen de mate van  $H_2S$ - en sulfaatmetabolisme. Wanneer planten van het  $C_3$  genus *Brassica* werden opgekweekt met  $H_2S$  in de atmosfeer en sulfaat in het wortelmilieu, resulteerde  $H_2S$  opname in een lagere sulfaatopname en -reductie. De details van deze terugkoppeling zijn geanalyseerd. Deze analyses lieten zien dat  $H_2S$  begassing inzicht geeft in hoe de sulfaatopname en -reductie worden afgestemd op de plant's zwavelbehoefte. Daarom werd in dit proefschrift  $H_2S$  begassing gebruikt om de regulatie van het sulfaatmetabolisme te bestuderen.

In **hoofdstuk 4** werd de  $C_3$  plant gerst (*Hordeum vulgare*) begast met atmosferisch  $H_2S$  om te bestuderen of de regulatie van het sulfaatmetabolisme varieert tussen  $C_3$  *Brassica* en gerst. De resultaten laten zien dat verschillende  $C_3$  planten verschillend reageren op  $H_2S$  begassing. Zo verhoogde sulfaatgebrek de sulfaatopname capaciteit (viz. de activiteit van de sulfaatopname transporters). In gerst werd deze toename voorkomen door  $H_2S$  begassing, terwijl dit in *Brassica* niet het geval was. De regulatie van het sulfaatmetabolisme varieert dus behoorlijk tussen  $C_3$  planten.

In de **hoofdstukken 5 en 6** werd de  $C_4$  plant maïs begast met  $H_2S$  om te analyseren of  $C_4$  fotosynthese de regulatie van het sulfaatmetabolisme beïnvloedt.

## SAMENVATTING

Hoofdstuk 5 beschrijft de effecten van H<sub>2</sub>S begassing op de openingstoestand van huidmondjes in maïs. De interpretatie van de effecten van H<sub>2</sub>S begassing op enzymactiviteiten kan afhangen van de mate waarin H<sub>2</sub>S deze openingstoestand beïnvloedt (aangezien deze opening, hypothetisch gezien, de mate van H<sub>2</sub>S absorptie kan beïnvloeden). De opening van huidmondjes werd in maïs echter niet beïnvloed door blootstelling aan een niet-giftige concentratie atmosferisch H<sub>2</sub>S. H<sub>2</sub>S begassing had geen invloed op het bladoppervlak, de huidmondjesdichtheid, de huidmondjesweerstand en de verdamping van planten, wat impliceert dat H<sub>2</sub>S begassing geen invloed had op de verdamping per huidmondje. Dus H<sub>2</sub>S is, in tegenstelling tot algemene aannames, geen gasvormig signaalmolecuul dat de openingstoestand van huidmondjes controleert. Hoofdstuk 6 bespreekt de invloed van H<sub>2</sub>S op de sulfaatopname en -reductie in maïs. Na het vergelijken van de effecten van atmosferisch H<sub>2</sub>S in maïs met de effecten in C<sub>3</sub> planten en C<sub>4</sub> sorghum, was duidelijk dat C<sub>4</sub> fotosynthese geen karakteristieke vorm van regulatie van de sulfaatopname en -reductie vereist.

**Hoofdstuk 7** presenteert de eerste bevindingen van een studie waarin C<sub>3</sub> en C<sub>4</sub> *Panicum*, *Cleome* en *Atriplex* soorten met elkaar werden vergeleken. Deze eerste bevindingen suggereren dat, hoewel de regulatie van de sulfaatopname en -reductie op het hele plant niveau geen C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> patroon vertoont, C<sub>4</sub> planten hogere cysteine- en glutathione gehalten bevatten ten opzichte van C<sub>3</sub> planten (glutathione is een tripeptide dat een opslag is voor overmatig opgenomen zwavel). Mogelijk worden deze hogere gehalten veroorzaakt door een hogere sulfide productie, want C<sub>4</sub> planten hadden ook een hogere APS reductase activiteit (een enzym dat de sulfaatreductie reguleert) dan C<sub>3</sub> planten. De capaciteit tot sulfaatreductie kan dus hoger zijn in C<sub>4</sub> planten. Interessant genoeg maakte de vergelijkende studie ook duidelijk dat C<sub>4</sub> planten hogere fosfaatgehalten kunnen hebben dan C<sub>3</sub> planten. C<sub>4</sub> fotosynthese kan daarmee brede gevolgen hebben voor de minerale huishouding van planten.

Op basis van het proefschrift concludeer ik dat planten (op het hele plant niveau) grote variatie vertonen in de regulatie van de sulfaatopname en -reductie, maar dat C<sub>3</sub> en C<sub>4</sub> fotosynthese niet geassocieerd zijn met een karakteristieke vorm van deze regulatie. Om de regulatie van het sulfaatmetabolisme en de variatie hierin beter te begrijpen, moeten de signaalroutes, die de sulfaatopname en -reductie controleren, worden geanalyseerd. De moleculaire signaalroutes, die de expressie van de sulfaatopname transporters en APR controleren, zijn al behoorlijk opgehelderd. Echter, in **hoofdstuk 8** beargumenteer ik dat deze mo-

## SAMENVATTING

leculaire routes slechts in geringe mate het sulfaatmetabolisme op het hele plant niveau bepalen. Ik laat zien dat er geen correlatie bestaat tussen de expressie en activiteit van enzymen in het sulfaatmetabolisme. Fysiologische processen moeten daarom in belangrijke mate bepalen hoeveel sulfaat een plant gebruikt. Ik adviseer om deze processen te karakteriseren en ik stel experimenten voor die ons begrip van de regulatie van het sulfaatmetabolisme zullen vergroten en zo de teelt van C<sub>4</sub> en andere planten zullen verbeteren.

