

土壤可溶性有机硫的微生物分解与植物利用机制

姚瑞琪^{1,2}, 钭从越^{1,2}, 王英凡^{1,2}, 刘 秀^{1,2}, 吴良欢^{1,2}, 马庆旭^{1,2*}

(1 浙江大学环境与资源学院浙江省农业资源与环境重点实验室, 浙江杭州 310058; 2 浙江大学环境与资源学院 / 教育部环境修复与生态健康重点实验室, 浙江杭州 310058)

摘要: 硫 (S) 是植物生长必需的营养元素, 但是近年来植物的潜在缺硫现象在全球范围内普遍发生。可溶性有机硫 (DOS) 作为土壤硫的一种重要形态, 可被微生物快速分解为硫酸盐而被植物吸收, 因此, 明确土壤 DOS 含量、组成、微生物分解机制和植物利用过程有利于解决潜在缺硫问题。本文综述了土壤 DOS [可溶性蛋白质、含硫氨基酸蛋氨酸 (Met) 和半胱氨酸 (Cys)] 的微生物分解过程及植物吸收利用机制。可溶性蛋白质可以在数天内分解成无机硫 (SO_4^{2-}), 而含硫氨基酸可以在数分钟到数小时内被分解。微生物吸收含硫氨基酸后的几分钟到几小时内, 可将含硫氨基酸中的碳、氮和硫分别以 CO_2 、 NH_4^+ 和 SO_4^{2-} 的形式释放到微生物体外, 释放的无机硫会被微生物再次利用以满足其生长发育。微生物能迅速利用 DOS (Met、Cys), 当其被微生物同化时, 其原始分子结构决定了其转化成的生物大分子, 从而影响 DOS 与 SO_4^{2-} 之间的转化速率。Cys 的硫醇基 (H-S-C) 易被氧化, 因此微生物吸收利用 Cys 后 SO_4^{2-} 释放量高于 Met。小麦和油菜对 Met 和 Cys 的摄取量随着其供应量的增加而增加, 田间条件下小麦和油菜可吸收 0.63%~2.2% 的外源 Cys 和 0.4%~2.1% 的外源 Met。Met 和 Cys 在植物氮营养中的作用有限, 但它们在植物硫营养中的作用非常重要, 约占植物硫吸收总量的 10%。土壤 DOS 可被微生物快速分解, 产生的 SO_4^{2-} 可被植物快速吸收利用。即使存在土壤微生物的激烈竞争, 植物也能够吸收完整的分子态有机硫 (Met 和 Cys), DOS 是植物生长的重要硫源, 其吸收主要发生在富含有机质的土壤中。

关键词: 缺硫; 含硫氨基酸; 硫分解; 硫的生物利用率; 植物硫吸收

Microbial decomposition and plant bioavailability of dissolved organic sulfur in soil

YAO Rui-qi^{1,2}, TOU Cong-yue^{1,2}, WANG Ying-fan^{1,2}, LIU Xiu^{1,2}, WU Liang-huan^{1,2}, MA Qing-xu^{1,2*}

(1 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Agricultural Resources and Environment / College of Environmental and Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China; 2 Ministry of Education Key Laboratory of Environmental Remediation and Ecosystem Health / College of Environmental and Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China)

Abstract: Sulfur (S) is essential for plant growth, however, potential sulfur deficiency is happening worldwide. Soluble organic sulfur (DOS) is an important form of soil sulfur, and can be decomposed quickly into sulphate by microorganisms for the absorption of plants. Clarifying the pathways and influence factors of DOS microbial decomposition process and plant uptake is crucial for the regulation of plant S nutrition. Therefore, we reviewed the researches on plant bioavailability and microbial decomposition of DOS, focusing mainly on proteins, and the S-containing amino acids methionine (Met) and cysteine (Cys). Soluble proteins can be decomposed to SO_4^{2-} within days, while S-containing amino acids can be decomposed within minutes to hours. After absorbed into microbial biomass, the carbon, nitrogen, and sulfur in S-containing amino acids would be released outside the microorganisms in form of CO_2 , NH_4^+ , and SO_4^{2-} within minutes to hours, the microorganisms will utilize the released inorganic

收稿日期: 2023-08-30 接受日期: 2023-11-16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32102488, 32172674); 浙江省自然科学基金项目 (LZ23C150002); 浙江省重点研发计划项目 (2022C02018, 2023C02016)。

联系方式: 姚瑞琪 E-mail: 22314141@zju.edu.cn; * 通信作者 马庆旭 E-mail: qxma@zju.edu.cn

sulfur and nitrogen to meet their growth requirements cyclically. Microorganisms assimilate DOS (Met and Cys) rapidly, and the original molecular structures of DOS dictate the resulting biopolymers upon microbial assimilation, thereby influencing the rate of conversion between DOS and SO_4^{2-} . The thiol group ($\text{H}-\text{S}-\text{C}$) of cysteine is susceptible to oxidation, resulting in a higher release of SO_4^{2-} after utilized by microorganisms, compared to methionine. The uptake of methionine and cysteine by wheat and rapeseed increase with the enhanced supply of sulfur in the field. Studies have found that they can absorb 0.63%–2.2% of added cysteine and 0.4%–2.1% of methionine. Met and Cys have a limited role in plant nitrogen uptake, but they play very important roles in sulfur nutrition, accounting for about 10% of total plant sulfur uptake. The DOS can be decomposed by soil microorganisms rapidly, and the produced SO_4^{2-} is a superior sulfur source for plant absorption. Even in the face of intense competition with soil microorganisms, plants are capable of absorbing intact molecular organic sulfur (Met and Cys), especially in soils rich in organic matter.

Key words: sulfur deficiency; S-containing amino acids; sulfur decomposition; sulfur bioavailability; plant sulfur uptake

硫(S)是继氮、磷、钾之后植物所需的第四大营养元素^[1],其吸收量仅次于氮素,与磷素相当^[2],占植物干重的0.3%~0.5%^[3-4]。硫在植物代谢过程中发挥着关键作用,包括合成氨基酸如蛋氨酸(Met)和半胱氨酸(Cys)及生物素(biotin)、辅酶A(coenzyme A)、谷胱甘肽(glutathione)、硫胺素(thiamine)、叶绿素(chlorophyll),还包括次级硫化物的合成,如硫代葡萄糖苷(glucosinolates)和蒜氨酸(alliins)^[5-6]。由于重金属的生物利用和移动与土壤中硫的生物地球化学过程密切相关,在特定条件下硫会在植物根表微域形成根表胶膜,降低水稻地上部的砷积累^[7],且施用有机硫能有效降低土壤镉的有效性并减轻水稻对镉的吸收积累^[8],因此,施加硫改良剂有利于减少植物中的重金属积累,且有可能产生含硫的植物络合物来帮助植物降低毒害^[9]。与氮、磷、钾相比,硫对作物的增产效应相对较小,且土壤中本身含有的硫以及通过干湿沉降进入土壤中的硫能够满足植物生长,因此很少出现土壤缺硫或植物缺硫的现象。长期以来农民只注重氮、磷、钾肥料的施用,而忽视了硫肥的配合施用^[10]。然而,随着时间的推移,哪怕在过去硫含量充足的土壤中,缺硫现象也逐渐变得普遍^[11]。研究显示,从2009—2015年,全球硫肥施用量从665万t增至700万t^[12]。此外,硫供应量的减少与土壤有机质的流失也密切相关^[13],因为土壤总硫的95%来源于土壤有机质^[14]。土壤侵蚀、传统耕作方式和全球变暖等因素均易引发土壤有机质含量减少^[15]。一般来说,砂质土壤或有机质含量较低的土壤淋溶率较高,因此这些土壤更容易缺硫^[16]。此外,气候、土壤类型以及作物种类都可能引起土壤缺硫^[17],因此国内学者开始研究土壤硫的循环机制和高效利

用技术^[18]。

目前世界各地土壤出现缺硫现象,主要可归结为以下几个原因:肥料普遍含硫量少(如含硫量低的重过磷酸钙)^[19],严格的排放法规减少了二氧化硫向大气中的排放(通过干沉降和湿沉降进入土壤的硫素减少)^[20],农家肥施用量减少,耕地复种指数提高,集约化农业生产及高产品种需硫量增大,土壤退化和养分流失,含硫杀虫剂及除草剂用量也在不断降低^[21-23]。在印度,大约39%的土壤缺硫^[24]。我国是世界第一大硫矿产品进口国,对国外的硫素依附度较高^[25]。近年来,东北三省、山东和山西等地相继出现土壤缺硫问题^[10],南方10省26.5%的土壤有效硫含量<12 mg/kg,潜在缺硫土壤面积约660万 hm^2 ^[26]。国际硫研究所(TSI)的数据显示,2012年亚洲地区硫素的亏缺量达600万t,其中我国土壤硫亏缺量占比约为46%^[27],安徽省耕地缺硫面积于2018年上升至53.1%^[28]。崔帅等^[29]发现,吉林省不同生态区主要土壤类型的232个表层土壤样品中48%存在缺硫或潜在缺硫现象。张璐等^[30]基于全国282个水稻土监测点的数据分析,发现长三角和华南地区有效硫含量较低。徐杰等^[31]基于在元谋县采集的2368个表层土壤样品,建立有关元素异常的数学模型,发现硫含量异常低,主要是由于干热河谷区脆弱的生态系统土壤中缺乏有机硫。李娟等^[32]研究发现,闽东南地区耕地土壤有效硫含量平均为26.2 mg/kg,其中水田为22.35 mg/kg,旱地为28.31 mg/kg,其中69%的土样有效硫含量低于临界指标,表明硫已成为闽东南耕作土壤的养分限制因子之一。近年来,南方红壤地区的缺硫现象十分普遍^[27],土壤中缺硫程度日趋加剧的现状亟需得到社会各界的广泛关注^[24]。

硫在作物光合作用和蛋白质合成中起关键作用, 缺硫会造成作物产量降低^[33]。缺硫会严重降低玉米籽粒饱满度和质量, 从而大大降低玉米产量^[34]。缺硫也会通过减少麦谷蛋白(含硫蛋白)含量和影响面团流变学特性来降低小麦的烘焙质量^[5, 35-36]。此外, 硫和氮的双重缺乏会加剧影响作物产量^[37]。硫和氮存在代谢联系, 植物缺硫会减少对氮的吸收进而增加农业土壤中的氮损失^[38]。而在缺硫土壤中生长的作物, 其较低的含硫氨基酸易导致动物和人体营养水平下降。不过, 除非摄入的蛋白质很少, 否则很少引起人体缺硫的情况^[39]。为提高农业生态系统中硫的生物有效性, 需要对土壤中硫的含量、组成、周转过程进行更深入的研究, 且这些研究也不仅仅局限于有机耕作农业系统。尽管在常规耕作中可以通过施加矿物硫肥来缓解硫缺乏, 但也必须是基于对土壤硫循环过程的理解来制定合理的施肥时间、肥料用量和施肥方式。

本文通过查阅有关土壤可溶性有机硫的生物利用与分解的相关文献, 综述了土壤中硫的形态组成、转化过程、可溶性蛋白质的分解, 半胱氨酸(Cys)和蛋氨酸(Met)的微生物利用过程, 植物对含硫氨基酸的吸收利用等几方面内容, 并提出了未来可能的研究重点。而我们之所以关注这些物质, 是因为在植物根系与微生物周转以及添加其他有机废弃物(如作物秸秆、粪便、微生物残体等)的过程中, 蛋白质是有机硫进入土壤的主要形态。当土壤中 SO_4^{2-} 供应不足时, 土壤可溶性有机硫的分解也是硫循环中的重要环节, 在微生物作用下, 土壤有机硫可以快速转化为无机硫供植物吸收利用。本文主要关注农业生态系统中的硫循环, 而有关湿地中的硫循环, 可参考 Wu 等^[40]和 Karimian 等^[41]的研究。

1 土壤中硫的形态

土壤中的硫以有机和无机两种形式存在, 硫在土壤中通过固定、移动、矿化、氧化和还原作用在有机和无机形态之间循环^[42]。有机硫指的是与有机物结合在一起的硫, 而无机硫则以简单的离子或小分子形式存在。在通气良好的土壤中, 有机硫一般占总硫的 90%~95%, 主要来源于微生物或动植物残留物, 无机硫在热带和温带土壤中一般占比不足 5%。当硫以无机形式存在时, 其氧化态介于-2和+6之间, 具体取决于它是以硫化氢(H_2S)、硫酸盐(SO_4^{2-})还是亚硫酸盐(SO_3^{2-})的形式存在^[43-45]。土壤有机

硫根据其官能团不同通常分为 3 种主要形态: 碳键硫(C-S, 主要是氨基酸), 酯键硫(C-N-S、C-O-S 和 C-S-S), 以及残渣态硫(难以利用)。土壤有机硫化合物种类繁多, 但是人们缺乏对其组成的深入研究^[46]。一般根据溶解性和稳定性将土壤中无机硫分为水溶性硫、酸挥发性硫、吸附性硫、酸溶性硫^[47]。通常情况下, 在 $\text{pH}>6$ 的农业土壤中, 无机硫大部分都以水溶性硫的形式存在^[48]。有效硫指土壤中能被植物直接吸收利用的硫组分, 通常包括水溶性硫、吸附性硫和部分有机硫^[49], 土壤总硫含量与这 3 种有效硫组分有不同程度的正相关关系, 而这 3 种有效硫之间并没有显著相关关系^[50]。研究结果表明, 土壤有机硫是植物有效硫的主要来源^[51], 并且土壤有机硫是土壤全硫的主体^[52]。尽管植物吸收的硫主要为硫酸盐形式, 但有机硫化合物尤其是分子量<1000 MW 的小分子有机硫化合物也是植物生长的重要硫源, 可被植物根系直接吸收利用^[38, 53]。由于对土壤溶液中的有机硫化合物组成及其相对浓度了解甚少, 人们对植物和微生物吸收有机硫能力的认识有限。随着代谢组学技术的不断进步, 未来对土壤中不同有机硫的代谢物将有更深入的认识^[54-56]。

1.1 碳键硫和酯键硫

碳键硫包括 Cys、Met、硫醇^[57]、亚砷、亚磺酸等^[58], 其中只有含硫氨基酸 Cys 和 Met 会通过生物合成形成蛋白质, 大部分来自于植物枯枝落叶和根系分泌物, 也有一些存在于微生物生物体中^[59]。酯键硫主要包括氨基磺酸硫、硫酸酯和硫磺酸半胱氨酸。碳键硫是土壤有机硫中最易分解的部分, 在农业土壤中主要以蛋白质的形式存在, 大约占土壤硫的 20%~40%^[60], 且与微生物量相关, 可被微生物迅速分解, 难以在土壤中大量留存。酯键硫(氧化部分)占有机硫库的 35%~60%, 且大部分在 35% 左右^[61]。除了部分无机硫满足作物生长的需要以外, 大量硫(20%~50%)以酯键硫的形式被固定下来, 部分酯键硫也会缓慢转化为惰性的残渣态硫^[62]。在森林土壤中, 总硫含量为 820~1270 mg/kg, 其中酯键硫含硫约 301~769 mg/kg, 碳键硫含硫约为 426~505 mg/kg。长期耕作可促使残渣态硫逐渐向碳键硫和酯键硫转化, 从而提高硫的生物有效性^[63]。土壤中磷酸盐提取的硫酸盐态硫仅有 17~79 mg/kg^[64]。土壤微生物量硫一般占总有机硫的 1.5%~5.0%, 是土壤中最具活力的硫库之一^[57]。辅酶、硫脂等对土壤总硫含量的贡献微乎其微^[60]。已有少部分研究证明, 在非根际土壤中

发现的酯键硫多于根际^[65], 而根际中的碳键硫与非根际相比没有显著差异, 这表明酯键硫对植物的硫营养可能更为重要^[66]。

1.2 可溶性有机硫

土壤可溶性有机硫 (DOS) 指的是溶解于土壤溶液中或者通过水/盐溶液能够被提取的那部分有机硫。尽管土壤可溶性有机硫的生物利用率很高, 但在表层土壤中仅有 1% 左右的有机硫可被提取出来。例如, 土壤溶液中的可溶性有机硫浓度为 143~334 $\mu\text{g/L}$ ^[67-68], 然而 0.01 mol/L $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ 提取的有机硫量仅为 30~60 mg/kg ^[69], 因为大部分 DOS 被吸附在土壤颗粒表面, 难以被有效提取。土壤中 DOS 的物质组成十分复杂, 研究也较少。土壤溶液中主要的 DOS 由分子量较大(富含腐殖质)的物质组成, 它被微生物和胞外酶缓慢分解^[70]。而由游离蛋白质、多肽和氨基酸等组成的 DOS, 可被土壤微生物迅速转化, 不能在土壤中大量积累^[71-73]。在长期施肥的砂质农田土壤中, 总硫、有机硫、微生物量硫和 SO_4^{2-} 的含量分别为 455、452、7.1 和 3.6 mg/kg ^[74]。土壤溶液中的游离氨基酸浓度通常很低 (<1 mg/kg), 其中 Cys 和 Met 的含量分别为 0.14 和 0.22 mg/kg , 而 SO_4^{2-} 的浓度则高得多, 为 1.8 mg/kg ^[71]。即使在低浓度下, Cys 和 Met 也处于动态平衡状态, 可以被土壤微生物和植物快速消耗^[75], 也可以通过大分子含硫物质如蛋白质和多肽的分解以及根系、微生物分泌物的输入而快速补充^[76]。由于低分子量有机物的快速周转, Cys 和 Met 可能是土壤 SO_4^{2-} 和植物可利用硫的重要来源^[71]。因此, 有机硫的浓度固然重要, 但不同有机硫在土壤溶液中的净通量也很关键^[77]。此外, 可溶性有机硫是海洋中最大的有机硫库, 有关海洋环境中可溶性有机硫的来源与组成, 具体可参考 Ibrahim 等^[78]的研究。

2 土壤中硫的转化

硫酸盐是植物吸收硫的主要形式, 但土壤中的无机硫含量极低且无法长期稳定存在。土壤中 95% 以上的硫素以有机硫的形式贮存于土壤中^[79], 制约了植物对硫元素的吸收利用。在农业生产中可通过施用硫肥来进行改良, 但此方法持续作用时间短且成本较高。研究发现, 当土壤中 SO_4^{2-} 供应不足时, 土壤可溶性有机硫可通过微生物作用转化为无机硫进而被作物吸收。然而, 土壤有机硫矿化难以满足作物对硫素的需求^[31], 有必要对土壤中硫的转化进行深

入研究, 进而通过技术措施调控土壤硫循环过程。

土壤中的硫含量受生物过程的影响, 易发生有机硫的矿化和无机硫的固定, 也受到非生物过程的影响, 如可溶性硫的淋失、大气干湿沉降(图 1)。部分有机硫可能会在土壤表面紫外线照射下发生非生物矿化, 但转化速度非常缓慢^[80]。土壤中的硫来自施肥、植被(即根系分泌物、植物残体)、动物残体和大气沉降, 并可通过植物吸收、气体损失、淋溶和地表径流而损失^[74, 81]。在土壤中, 有机硫化物可被依次降解为甲硫醇(CH_3SH)、含硫氨基酸(Cys、Met)和 H_2S , 还原态硫化物可被硫氧化细菌(不)完全氧化为多种无机硫化物^[82]。由于范德华力、氢键、极性分子之间相互作用和其他静电力, 土壤硫可以被土壤颗粒吸附, 部分硫可以通过解吸附过程释放。吸附过程很大程度上与化合物中硫的存在形式无关, 而是取决于有机分子中的其他官能团。由于含硫氨基酸在大多数土壤中 pH 呈中性, 其在土壤颗粒上存在较弱吸附, 易发生解吸附^[75, 83]。但若存在带正电荷的氨基酸残基(如赖氨酸), 则含有含硫氨基酸的寡肽可能会被稳定保存于土壤颗粒上。植物可以吸收完整的低分子量有机硫或其衍生的无机硫^[19, 74, 84]。关于硫的生物地球化学过程, 包括与铁、硫的反应和微生物机制, 在这之前已有综述^[41, 85-86]进行了详细的介绍, 故在本文中没有展开论述。尽管硫非常重要, 但目前仍缺乏有关低分子量和高分子量有机硫在特定化合物水平上转化/分解的数据, 同时也缺乏在单一物质层面上有关硫在微生物量中积累及 SO_4^{2-} 释放的研究。

2.1 有机硫的矿化

土壤 C/S 比可用来指示土壤硫矿化和固定过程的转变。研究认为, 当 C/S 比低于 200 时, 主要发生硫的矿化; 当 C/S 比大于 400 时, 则发生硫的固定; 而当 C/S 比在 200~400 时, 两种情况都可能发生^[87]。此外, 土壤硫矿化和固定过程与可溶性有机碳、氮、硫含量密切相关^[88]。有机硫矿化对满足低硫酸盐环境中的植物养分需求至关重要^[61]。有研究表明, 种植作物可能会刺激土壤有机硫的矿化^[89]。此外, 韩萌等^[51]发现施用有机肥能促进土壤有机硫矿化, 增强供硫潜力。有机肥本身含有部分有机硫, 从而能增加土壤有机硫含量, 且其存在的大量有机物质促进了微生物的生长和繁殖, 进而加速了有机硫的矿化^[90]。而与土壤中氮转化过程相关的酶也会影响土壤有机硫的矿化, 因为土壤中的碳、氮含量和

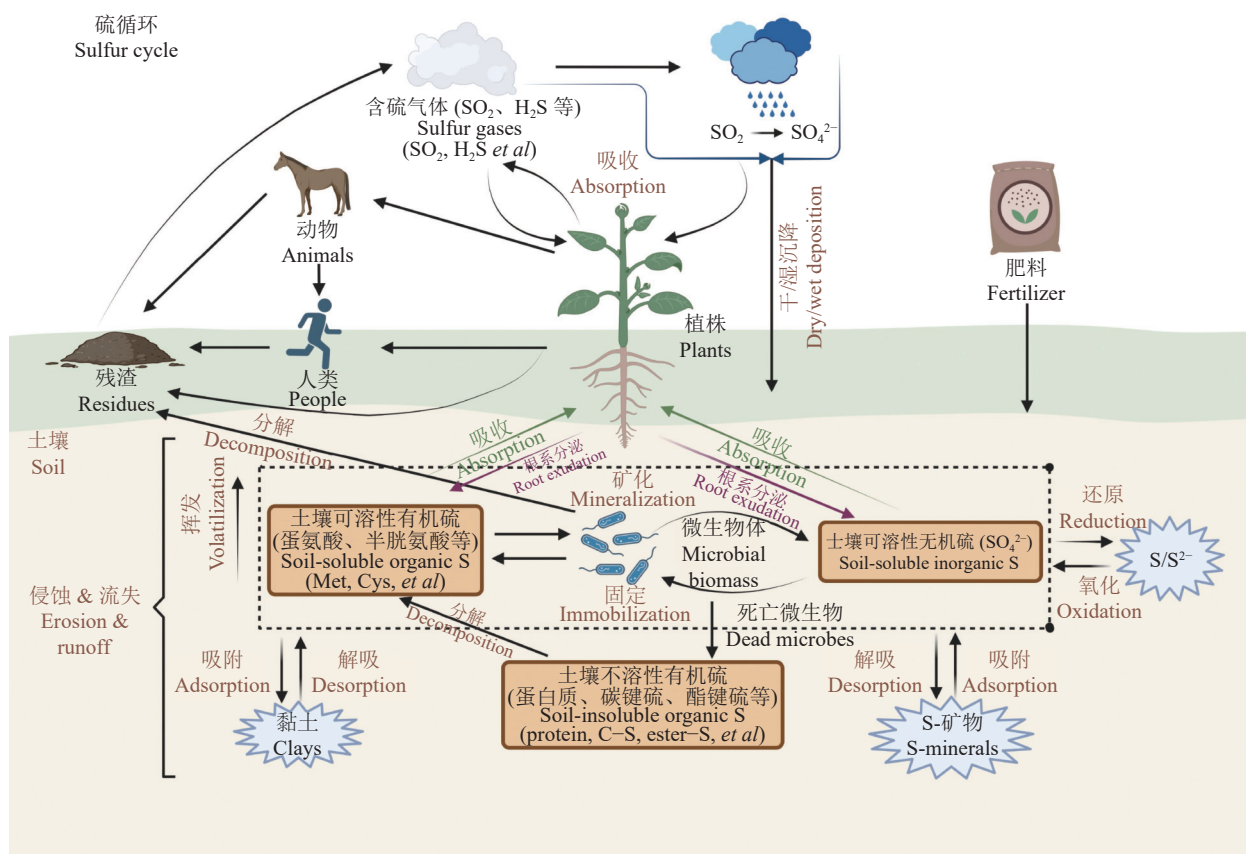
图1 土壤硫循环模式^[19, 64, 74, 81, 84, 92-88]

Fig. 1 Cycling paradigm of soil sulfur

周转过程与硫转化密切相关^[91]。

土壤中大约有 1%~5% 的有机硫在生长季节内被矿化^[43], 释放的 SO_4^{2-} 可供植物吸收^[92]。Carciochi 等^[93]发现, 年平均有机硫矿化量为 36 kg/hm^2 ($18 \sim 50 \text{ kg/hm}^2$)。McGill 等^[94]提出有机硫矿化是通过生物矿化 (biological mineralisation, 在微生物矿化有机碳后从 C-S 中释放出无机硫) 和生化矿化 (biochemical mineralisation, 酯-S 的胞外水解) 进行的。生物矿化是由维持微生物生长所需的碳驱动, 通常会释放无机硫。在生化矿化模式中, 有机硫的矿化受硫需求和硫供应的调节, 但不受碳 (能量) 需求的调控^[94]。许多酶类如硫氧化酶 (sulfur dioxygenase EC:1.13.11.18)、硫氢化酶 (sulfhydrogenase EC:1.12.98.4)、钼酸盐合硫转移酶 (molybdopterin synthase sulfurtransferase EC:2.8.1.11)、S-L-半胱氨酸水解酶 (S-L-cysteine hydrolase EC:3.13.1.6)、硫还原酶 (sulfur reductase EC:1.12.98.4) 和硫载体蛋白腺苷酸基转移酶/硫基转移酶 (sulfur-carrier protein adenylyltransferase/sulfurtransferase EC:2.7.7.80, 2.8.1.11) 也在土壤硫循环中发挥重要作用^[95]。芳基硫酸酯酶 (arylsulphatases

EC:3.1.6.1) 催化酯-S 的水解, 是有机物分解和土壤硫循环的限速步骤^[96-97]。然而, 由于大多数有机硫通过蛋白质进入土壤, 因此芳基硫酸酯酶在土壤硫循环中的作用可能有限。在这种情况下, 蛋白酶和肽酶等其他酶类可能是土壤中有机硫循环的关键调节因子。

土壤有机硫中最容易矿化的活性部分尚不清楚。研究发现, C-S 是可矿化硫的主要来源, 而非土壤中的酯-S^[98-99], 因此认为生物矿化对长期的硫矿化起重要作用^[43]。与此同时, 有研究也证明了酯-S 对矿化的重要性^[100]。与酯-S 的矿化过程不同^[94], C-S 的矿化过程一般分为两步, 即 C-S 首先转化为酯类硫酸盐, 之后进一步水解为硫酸盐^[101]。生物和非生物矿化过程在硫循环中都是必不可少的, 它们的相对重要性取决于土壤硫组成及微生物群落组成^[102]。而硫循环速率则由土壤中微生物群落及其代谢活动控制, 但这一过程是否由特定的属或物种控制尚不清楚^[46]。

2.2 无机硫的固定

无机硫的固定和有机硫的矿化是硫循环的两个

关键过程,均由微生物介导^[103]。前人研究认为无机硫的固定受土壤中硫酸盐和有机碳的影响,当土壤溶液中硫酸盐含量高时,大部分硫会被固定为酯键硫^[86]。Kertesz 等^[46]使用³⁵S-硫酸盐研究无机硫的固定及其在不同硫库中的分配情况发现,微生物在 96 h 内可持续吸收利用 SO_4^{2-} ,而蛋白质和氨基酸的固定发生在几分钟到几小时内^[72],并且土壤在八周内将 35%~44% 的标记硫酸盐同化为有机硫组分。 SO_4^{2-} 的固定比氨基酸和蛋白质的固定慢得多,这表明微生物主要利用有机硫,而不是无机硫^[84]。与吸收 SO_4^{2-} 和 NH_4^+ 合成氨基酸相比,直接用氨基酸合成蛋白质能够节约更多能量。此外,最快矿化的有机硫库是最新被固定的,即矿化和固定同时发生^[72]。在矿化和固定的动态平衡中土壤微生物发挥重要作用,在初始阶段,无机硫主要结合到微生物体内,形成不稳定的酯键硫形态,而后随时间推移很快转化为碳键硫形态^[86]。碳键硫通过原生动物捕食或土壤微生物死亡后进入土壤有机硫库,通过细菌和真菌细胞化合物释放到土壤中。影响微生物活性的因素,如温度、水分、可利用碳源等都会影响硫矿化和固定^[51]。

2.3 硫的氧化还原

硫的微生物氧化过程在还原态硫存在的情况下十分重要,该过程将还原态无机硫(如硫化物、元素硫、硫代硫酸盐)氧化为高氧化态(如硫酸盐)。硫的微生物氧化作用通常对碱性土壤有益,表现为:1) 增加磷、钾、钙和镁的生物利用率;2) 氧化产生的酸也可用于降低土壤 pH,从而改善碱性土壤,尤其是在温暖潮湿的条件下。此外,元素硫(S_0)的氧化作用也有利于减少硝酸盐淋失^[104-105],但也可能会进一步降低酸性土壤的 pH,从而加速 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的流失。虽然土壤中会发生硫的化学氧化,但这一过程主要由微生物介导,并主要涉及 3 类微生物:1) 化能自养型硫细菌,如硫杆菌科(Thiobacteriaceae)、白硫菌科(Beggiatoaceae)和无色硫菌科(Achromatiaceae);2) 光合型硫细菌,如硫杆菌科(Thiorhodaceae)和氯杆菌科(Chlorobacteriaceae);3) 某些异养微生物,包括一些放线菌、细菌和真菌[如假单胞菌属(*Pseudomonas* spp.)、节杆菌属(*Arthrobacter* spp.)、黄杆菌属(*Flavobacterium* spp.)和芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.)]。其中,硫杆菌属为化学自养型细菌,通过硫氧化过程获得能量^[106]。硫杆菌属中有 4 个菌种被认为是土壤中硫氧化的重要菌种,即反硝化细菌、铁

氧化菌、硫杆菌和硫氧杆菌^[106]。

硫酸盐可被硫酸盐还原菌(SRB)通过同化或异化途径直接还原成硫化物^[107]。硫酸盐的同化还原和异化还原均开始于三磷酸腺苷(ATP)激活硫酸盐,之后 ATP 和硫酸盐在 ATP 硫化酶的催化下形成腺苷磷酸硫酸盐(APS)^[108]。在异化还原过程中,APS 的硫酸根被 APS 还原酶直接还原成亚硫酸盐(SO_3^{2-});而在同化还原过程中,APS 和无机磷酸盐(Pi)以及 ATP 通过磷酸化反应形成磷腺苷磷硫酸盐(PAPS),之后 PAPS 被还原成亚硫酸盐^[109]。亚硫酸盐一旦形成,即可通过亚硫酸盐还原酶还原生成 H_2S ,之后丝氨酸被丝氨酸乙酰转移酶(SAT)激活,结合乙酰辅酶 A 形成 O-乙酰-Ser(OAS),而后 OAS 在乙酰丝氨酸裂解酶的催化下形成半胱氨酸^[110]。同化途径产生的还原型硫化物用于氨基酸和蛋白质的生物合成,因此硫化物不会直接释放^[85]。而在异化还原过程中,硫酸盐会被厌氧硫酸盐还原菌还原成无机硫化物^[111]。从土壤肥力的角度来看,将硫酸盐转化为 H_2S 的过程中会减少植物生长所需的硫,但在碱性和厌氧条件下的土壤中,这一过程可能具有重要意义,因为这一过程产生的酸性物质可用于降低土壤 pH。SRB 群落的组成及其相对丰度大小取决于与土壤 pH 和硫酸盐可利用性密切相关的土壤管理制度^[112]。

2.4 硫损失

淋溶是表土中硫损失的主要途径。全球主要作物的肥料硫利用效率(SUE)大约为 18%。SUE 较低主要是由于硫淋失(从表土到底土)、气体损失、固定和吸附造成的^[113]。将来可能会使用更多硫肥来满足日益增长的粮食需求,SUE 可能会下降到 18% 以下^[113]。由于淋溶是硫损失的主要途径^[114],减少硫淋失可以使可供作物吸收的硫大幅增加,从而提高 SUE。植物根系主要吸收土壤中的 SO_4^{2-} ^[115]。然而, SO_4^{2-} 是带负电荷的,很容易从吸附能力较低的砂土和带负电荷的土壤中流失^[116]。在施硫量由 60 kg/hm^2 增至 120 kg/hm^2 后,硫的淋失量从 13 kg/hm^2 增加到 19 kg/hm^2 ,并且还随着降雨量的增加而增加^[116]。

砂质土壤中的硫淋溶量比黏土高^[57]。硫的沉淀和吸附与土壤 pH 密切相关。在 $\text{pH}>7$ 的土壤中,与含有大量铝和铁氧化物的酸性土壤相比,吸附硫的量有限^[117]。因此,保持最佳 pH 对提高谷类作物的 SUE 至关重要,这可以通过提高酸性土壤的 pH 以减少沉淀和吸附,降低碱性土壤的 pH 以减少淋溶损失来实现^[113]。土壤是含硫气体的重要源头,主要释放

H_2S 、 COS 、二甲基硫 (DMS)、 CS_2 、甲硫醇 (MSH) 和二甲基二硫 (DMDS) 等, 而土壤氧化反应是产生挥发性硫的主要原因^[118], 然而, Zhou 等^[119]发现有氧条件下只有少量硫以 H_2S 形式释放, 因此有氧环境中, 挥发途径造成的硫损失不大^[113, 120]。

3 土壤可溶性蛋白质的分解

蛋白质是土壤生物可利用有机物的主要来源, 是微生物所需硫、氮和碳的重要来源。动植物残体或有机肥中的有机硫主要以蛋白质或其他生物聚合物 (大分子, 如磺酸盐) 的形式进入土壤, 随后被胞外酶水解^[121]。微生物和植物含有种类繁多的蛋白质, 它们代表了一组不同的有机物, 其大小、电荷、结构和溶解度各不相同^[122]。一些蛋白质的生物利用率很高, 在蛋白酶的催化下被水解成多肽和氨基酸, 因此, 阐明蛋白质在土壤中的分解机制是理解土壤元素循环和建立预测模型的关键^[123]。在土壤中, 可溶性蛋白质约占可溶性有机物总量的 50%, 而可溶性氨基酸却不到 5%^[124-125]。虽然土壤中的蛋白质含量超过了氨基酸含量, 但蛋白质的生物利用率和分解率远远低于氨基酸^[121]。这是因为氨基酸在土

壤中的分解速率非常快, 通常在 3 h 内^[126-127], 而蛋白质的分解速率要慢得多, 需要几天到几个月。然而最近的研究发现, 可溶性蛋白质的矿化速率几乎与氨基酸周转速率一样快, 因此, 可溶性蛋白质可能在硫循环中发挥关键作用^[74, 123]。

基于从植物组织中提取出的³⁵S 标记蛋白质, Ma 等^[74]初步研究了蛋白质的分解机制。蛋白质参与土壤硫循环的 3 个重要过程, 包括: 1) 蛋白质在几小时内被水解成多肽和氨基酸, 进而被微生物吸收入体内 (微生物生物量, MB); 2) MB 中的 S 以 SO_4^{2-} 的形式释放 (当加入 50 $\mu\text{mol/L}$ S 时, 最高的释放量发生在加入蛋白质 2 天以后, 在砂质土壤中大约一半的 S 以 SO_4^{2-} 的形式释放); 3) 释放的 SO_4^{2-} 被微生物再利用 (图 2); 在英国洛桑试验站 Woburn 土壤中, 基于¹⁴C、¹⁵N、³⁵S 同位素标记, 发现 Cys 和 Met 被迅速固定在微生物生物量 (MB) 中, 与 Met 相比, Cys 释放的 CO_2 与 SO_4^{2-} 更多。 NH_4^+ 的产生随着时间的推移而减少, 一些 NH_4^+ 会氧化成 NO_3^- 。Cys 中的还原硫基 (硫醇, $-\text{SH}$) 具有强烈的亲核性, 使其容易转化为 SO_4^{2-} 。Cys 通过 L-Cys 脱硫酶作用分解为丙酮酸、 NH_4^+ 和 H_2S , 而丙酮酸分解为 CO_2 。

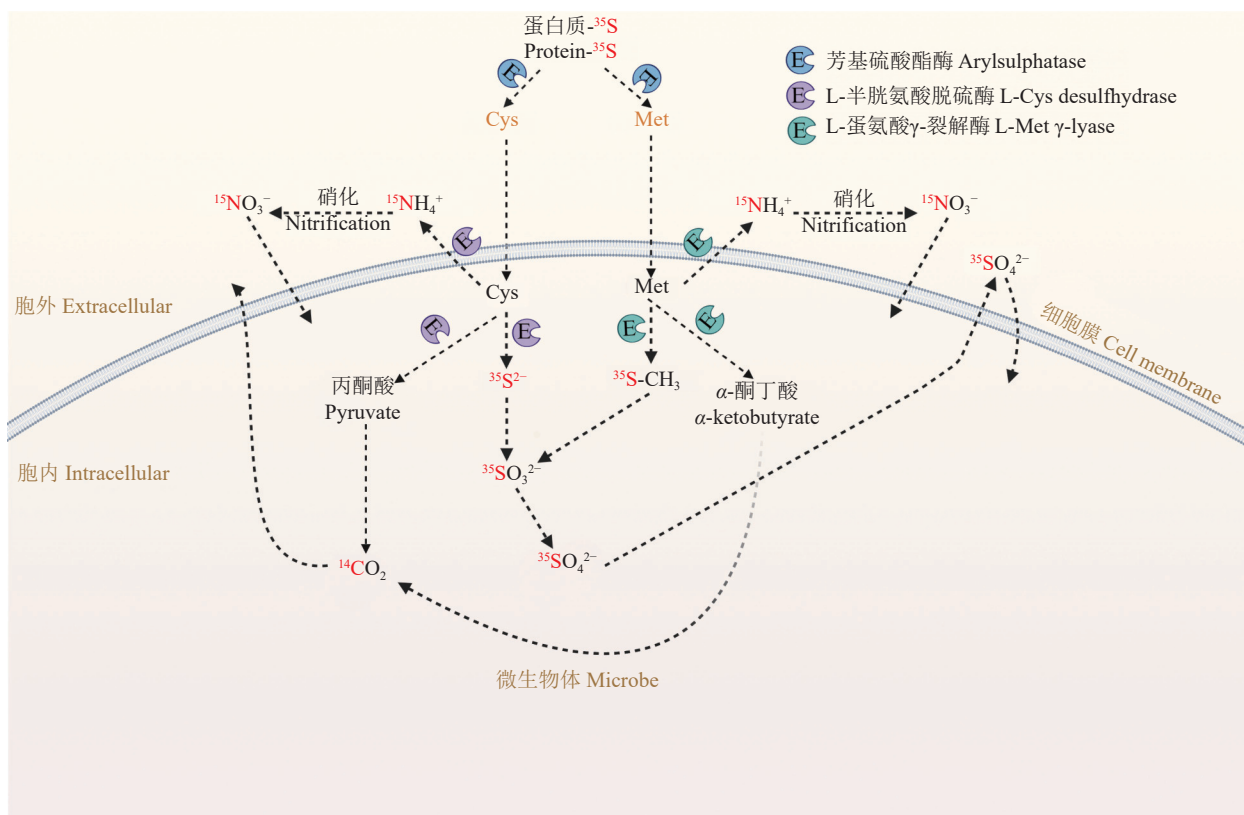


图 2 土壤中半胱氨酸 (Cys)、蛋氨酸 (Met) 的碳 (C)、氮 (N) 与硫 (S) 的循环机制

Fig. 2 Cycling mechanisms of carbon (C), nitrogen (N), and sulfur (S) from cysteine (Cys) and methionine (Met) in soil

H₂S 氧化为 SO₄²⁻。Met 分解为 α-酮丁酸、甲硫醇和 NH₄⁺[72, 74]。此外, 在自然界中, 蛋白质分解和通过微生物和植物输入是一个持续的过程, 这些过程在任何一个特定的时间点总是在不断发生。由于蛋白质的含量比土壤中的氨基酸含量高得多(至少一个数量级), 因此蛋白质的快速分解和高生物利用率对土壤中的硫循环至关重要[124–125, 127]。与难溶性高分子量蛋白质相比, 可溶性低分子量蛋白质被微生物矿化的速度要快得多, 所以容易分解的蛋白质主要是可溶性的[74]。而可溶性蛋白质由于在土壤溶液中的扩散速率较高, 其生物利用率相对较高; 难溶性蛋白质在植物细胞(如膜蛋白、管蛋白和肌动蛋白)和土壤有机物中也很丰富, 但其矿化过程却很少被研究[123]。

4 土壤中半胱氨酸和蛋氨酸衍生的硫、氮和碳循环

含硫氨基酸 Met 和 Cys 是土壤中可溶性有机硫的重要组成部分, 主要来源于死亡的微生物、植物、动物残体和有机肥。即使浓度相对较低, 含硫氨基酸也能在几分钟到几小时内被迅速矿化成 SO₄²⁻和 NH₄⁺[71, 92], 成为硫和氮的重要来源[74, 128–129]。Brailsford 等[130]发现, 河水中 Cys 和 Met 在 1 h 内就能迅速分解, 因此 Cys 和 Met 是微生物和植物根系可高效利用的硫和氮来源。

土壤微生物对 Met 和 Cys 的利用包括氨基酸被迅速固定到 MB, 释放 SO₄²⁻, 以及土壤微生物对 SO₄²⁻的再利用, 与蛋白质分解相似, 但其速度更快[84, 131]。由于¹⁴C、¹⁵N 和³⁵S 标记的 Cys 和 Met 比相应标记的蛋白质更容易获得, 因此 Ma 等[92]对 Cys 和 Met 中硫元素的循环过程进行了更加深入的研究, 发现 Cys 和 Met 添加到土壤后, 一些仍留在土壤溶液中, 其中一部分被土壤颗粒吸附, 大部分被固定在微生物生物量中(MB)。微生物量中的 C 和 S 分别以 CO₂ 和 SO₄²⁻的形式释放到土壤中, 植物根系吸收一部分 Cys 和 Met, 它们所含的 C 以 CO₂ 的形式从叶片中释放出来(图 3)。Cys 和 Met 会在几分钟内被迅速固定到 MB 中, 而由于微生物的快速利用, 植物根系只能获得有限的低分子量有机硫; MB 中的硫、氮和碳分别以 SO₄²⁻、NH₄⁺和 CO₂ 的形式释放, 且在被微生物吸收的几个小时内, 从 Cys 释放的硫比例高于从 Met 释放的 SO₄²⁻, 但它们释放的 NH₄⁺量相似[92]。NH₄⁺的释放随着时间的推移而减少, 部分被氧化成 NO₃⁻。NH₄⁺、NO₃⁻和 SO₄²⁻可以成为植物可利用的氮、硫源。此外, 微生物与底物之间的元素比

例不平衡可能在土壤硫循环中发挥重要作用, 因为在微生物吸收高硫底物后, 会释放大量的 SO₄²⁻[92](图 3)。与 Met 相比, 微生物利用 Cys 后 SO₄²⁻释放量更多, 因此可以满足植物生长, 成为更好的硫源[92]。通过根际管试验, 发现小麦和油菜在 48 h 后分别利用了 2.64% 和 18.74% 来自 Cys 的³⁵S, 而只分别利用了来自 Met 的 1.47% 和 4.87% 的³⁵S。释放的 SO₄²⁻随后被微生物利用, 表明微生物不仅与植物竞争有机硫, 而且还竞争无机硫[72, 92, 132]。

而在利用含硫氨基酸时, 微生物对硫的快速固定主导了硫的周转过程。含硫氨基酸能在土壤中迅速分解, SO₄²⁻的释放受生物对无机硫利用率的调节(土壤中高 SO₄²⁻刺激微生物利用 Met 和 Cys 后释放 SO₄²⁻)。在异养生物吸收底物后, 其体内 S : C 或 N : C 值超过了一定阈值, 将导致净硫、氮的矿化从而释放 SO₄²⁻和 NH₄⁺以维持其自身的化学计量平衡[72, 133–134]。此外, 微生物从 Met 和 Cys 中保留的硫比碳少, 这表明土壤有机硫矿化是由微生物对碳的需求驱动的, 这与有机磷矿化相似[84, 135]。土壤有机碳和植物生物量密切相关, 较高的植物生物量可能会增加植物吸收硫的量, 并进一步促进了硫的矿化过程[49], 而微生物对碳的需求引起的土壤有机硫的矿化可能有利于植物的硫供应, 这在 SO₄²⁻含量低和硫可用性低的土壤中特别重要。一些被土壤颗粒吸附的 Met 和 Cys, 也可能被植物根系所利用[84, 136]。

微生物对有机化合物的利用涉及复杂的分解代谢过程, 会引发 NH₄⁺、SO₄²⁻和 CO₂ 的释放, 并同时提供能量和物质用于微生物生长, 从而导致其生物量增加[137–138]。与 Cys 相比, Met 中更多的硫和碳被保留在微生物体中, 表明微生物对元素的利用受到底物特征和质量的控制。分解代谢中利用 Met 的比例较低的原因可能是由于: 1) Met 能与酸性多肽配合从而能与土壤有机物快速结合, 土壤微生物对 Met 的利用率降低[139]; 2) 受非极性侧链的影响, Met 与原生土壤溶液的混合速度较慢[140]; 3) 分解过程中产生了多种生物合成中间体[141]。有研究表明, 矿化过程对 Cys 来说至关重要, 但对 Met 则不然[142]。Met 被微生物以相对高的速率吸收, 只有少量的 SO₄²⁻被释放[74]。在大肠杆菌中, Met 和 Cys 的生物合成分别需要消耗 34.3 和 24.7 个高能磷酸键[143]。Cys 分解释放的能量比 Met 少, 后者会诱发微生物对硫和碳的同化。对于微生物来说, 代谢 Met 而不是 Cys 来构建蛋白质在能量供应上会更有效率[84], 因为 Cys 中的还原硫基(—SH, 硫醇)易被氧化[144],

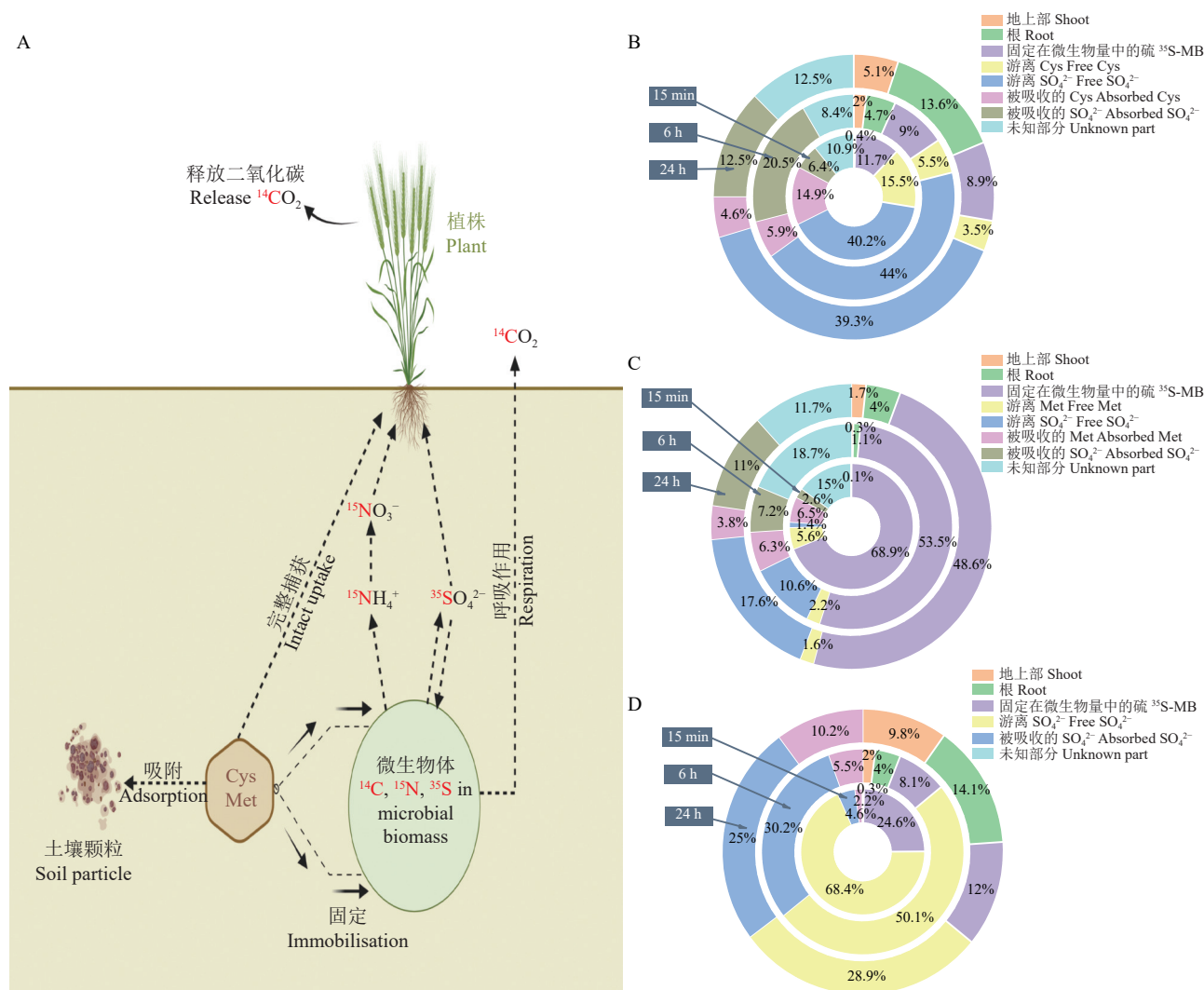


图3 土壤中含硫氨基酸循环的简化模型 (A) 以及植物、土壤同位素标记半胱氨酸 (B)、蛋氨酸 (C) 硫与硫酸盐 (D) 的分布

Fig. 3 The simplified model of soil sulfur-containing amino acid cycling (A) and the distribution of carbon and sulfur from labelled cysteine (B), methionine (C) and sulphate (D) in plants and soils

容易转变成 SO_4^{2-} [141]。Ma 等 [74] 基于对代谢物的检测和速率的量化, 推断 Cys 被 L-Cys 脱硫酶 (L-Cys desulfhydrase) 分解为 H_2S 、 NH_4^+ 和丙酮酸, 然后 H_2S 被氧化为 SO_4^{2-} , 丙酮酸被分解为 CO_2 [74, 145]。而 Met 则分解为甲硫醇 (CH_3SH)、 NH_4^+ 和 α -酮丁酸 [74, 141], 并可能被代谢为 S-腺苷蛋氨酸 (S-adenosylmethionine)、 β -硫甲基丙胺 (β -thiomethylpropylamine) 或 α -酮- γ -硫甲基丁酸 (α -keto- γ -thiomethylbutyrate) [146–147]。但后一过程的活性可能很低, 因为微生物利用 Met 后释放出了大量的 NH_4^+ [74], 其释放的 SO_4^{2-} 通常可以忽略不计 [148]。将特定的代谢物检测与特定位置的同位素标记方法相结合有利于彻底探索元素循环过程 [149]。而这些分析也将为各种微生物代谢过程中 Met 和 Cys 的转化以及土壤硫、氮和碳循环中的底

物调控机制提供依据。

在本文中, 我们重点关注含硫氨基酸、蛋白质和 SO_4^{2-} , 其他硫形态如 NRO-S 和 C-O-S 在土壤硫循环中的作用尚不清楚。介导有机硫转化过程的微生物功能基因在不同环境中广泛分布, 不同生态系统中功能基因丰度不同, 而微生物群落多样性受土壤养分含量与土壤基本特性的影响, 因此土壤硫循环途径与土壤有效硫含量有关 [150], 不同耕作方式驱动与硫循环相关微生物的变化 [151]。此外, 人们在食草动物的粪便中发现了高浓度的磺酸盐, 在人类肠道中发现了磺胺唑乙醇, 它是硫化氢的一个重要来源 [152]。因此, 仍需进一步探讨各种有机硫化物的循环过程及其微生物驱动机制。

5 植物对含硫氨基酸的吸收

5.1 植物吸收 SO_4^{2-}

植物主要以 SO_4^{2-} ，部分以硫代硫酸 ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) 的形式，逆着根部的电化学势梯度从根际吸收硫^[85]，同时叶片能够吸收少量的二氧化硫 (SO_2)。养分首先会从土壤中迁移到根系附近，之后离子被根细胞表面吸附后通过跨膜运输吸收进胞内，养分离子被运输至地上部并进行分配^[153]。研究表明，作物体内存在 9 种不同类型的转录因子，其中， SO_4^{2-} 转运蛋白 (SULTR) 是最重要的硫吸收转运子^[154]。在拟南芥中，硫吸收主要是由根部两个特异性高亲和力的 SO_4^{2-} 转运子 SULTR1;2 和 SULTR1;1 驱动^[155]，两者均受缺硫条件的诱导^[156]。 SO_4^{2-} 被根部细胞吸收，并通过 SULTR;3 运输到液泡中储存或进入质体 (同化为有机硫化物)^[157]，部分 SO_4^{2-} 经木质部转运到地上部，部分进入叶绿体还原为 Cys、 S^{2-} 以及还原型 GSH， SO_4^{2-} 再通过韧皮部转运至根部^[158]。而这些运输蛋白的合成受遗传因素和环境条件共同影响，因此即使是同种作物对硫素的需求也不尽相同^[7]。若 SO_4^{2-} 吸收过多，则阴离子总量会超过阳离子总量从而释放 OH^- ，会导致根际 pH 发生变化进而影响土壤养分浓度^[159]。植物体外 pH 的升高可能会抑制硫的吸收。

植物对硫酸盐的吸收、转运和积累受不同基因的调控。当缺硫时，这些基因会迅速做出反应^[160]。miR395 控制硫代谢基因的转录后调节^[154]，硫限制因子 (sulfur limitation 1, SLIM1) 和 miR395 是作物缺硫时基因表达的主要调节者，而磷酸胁迫应答因子 (phosphate starvation response 1, PHR1) 则对 SULTR1 基因的表达有正向调控效应^[161]。研究表明，以植物对缺硫时的遗传敏感性为依据的硫基因表达法，是一种快速、经济有效的植物硫评估技术。这种方法的局限性在于几个重要的硫响应基因以及大多数硫酸盐转运蛋白也受氮或碳水平的影响^[42]。此外，钼/硫值可能是评估玉米、小麦、豌豆 (*Pisum sativum* L.)、番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 和卷心菜 (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) 的硫需求量的有效方法^[162]。 SO_4^{2-} 和钼酸盐 (MoO_4^{2-}) 是竞争关系，钼酸盐吸收是通过 SO_4^{2-} 转运体进行的^[163]。研究发现，钼的积累率会随着硫缺乏程度的增加而增加。因为在缺硫条件下，由于缺乏 SO_4^{2-} 的竞争，钼往往会转移到根部 SO_4^{2-} 转运体的区域。因此，有研究利用 SO_4^{2-} 转运体的表达模式建立了钼积累率与硫缺乏之

间的联系，并有效地利用这一钼/硫值作为硫缺乏的诊断工具^[164]。

5.2 植物吸收含硫氨基酸

与同化 NO_3^- 、 NH_4^+ 和 SO_4^{2-} 相比，从氨基酸中吸收和结合氮、硫所需能量相对更少。研究表明，植物可以吸收氨基酸等小分子有机化合物^[165-167] 和季铵化合物^[168]。也可以吸收大分子化合物，如蛋白质和核酸，但其对植物营养的相对贡献尚不清楚^[169-170]。氨基酸的生物利用率和周转率很高^[126, 128, 171-173]。Cys 和 Met 是土壤中低分子量有机硫的重要组成部分^[84]，在水培条件下可被植物根系直接吸收利用。Maggioni 等^[174] 发现，马铃薯可以代谢大量 Cys，但不能代谢 Met。Cys 和 Met 的硫贡献率范围为 2.8%~27.0%，证实了可溶性有机硫在植物营养中的潜在重要性^[175]。此外，Cys 的硫贡献率高于 Met，这是因为尽管 Met 是植物和土壤微生物中挥发性硫化物的前体，但 Cys 比 Met 更容易被矿化为 SO_4^{2-} ^[148]。基于无菌水培 (避免微生物分解) 和 ^{35}S 标记的研究发现，油菜、玉米和小麦吸收 Met 和 Cys 的能力很强，但它们在低浓度 ($> 500 \mu\text{mol/L}$) 会抑制植物生长，这与硫酸盐相比有所不同。Met 和 Cys 的吸收水平在不同植物种之间存在差异，表现在油菜 (高硫需求) 的吸收几乎是小麦 (中硫需求) 的 20 倍，转运速率也比小麦高得多，这表明油菜吸收含硫氨基酸并将其代谢和运输到地上部中的能力更强^[132]。

根据 Michaelis-Menten 动力学，小麦和油菜对 Met 和 Cys 的摄取量随着硫浓度的增加而增加，但不同物质间吸收速率存在差异。小麦对硫酸盐的吸收随着硫酸盐浓度的增加而呈线性增加，小麦对 Cys 和 Met 的吸收比对硫酸盐的吸收快，而油菜对硫酸盐的吸收比对 Met 的吸收慢，比对 Cys 的吸收快。在 ^{35}S 、 ^{15}N 、 ^{13}C 和 ^{14}C 标记的盆栽试验中，由于存在土壤微生物的竞争，玉米 (maize)、小麦 (wheat)、大豆 (soybean) 和油菜 (oilseed rape) 等作物，以及三叶草 (clover)、小米 (millet) 和黑麦草 (ryegrass) 等草地上生长的植物，在低浓度 ($50 \mu\text{mol/L}$) 下仅利用 0.2%~2.2% 的 Cys 和 Met^[72]。营养贡献相对较低的原因如下：1) 土壤微生物对 Cys 和 Met 的快速转化^[92, 175-176]；2) 植物根细胞跨膜运输氨基酸能力较低；3) 土壤溶液中无机氮和硫的供应量相对较高。在田间，有研究发现小麦和油菜吸收了 0.63%~2.2% 所添加的 Cys 和 0.4%~2.1% 的 Met，证明在田间环境下植物可以吸收一定量完整的分子态有机

硫^[176]。然而, 由于在通气良好的土壤中微生物是受碳限制的, 而没有明显的氮或硫限制, 因此植物根部吸收氨基酸的压力比吸收 SO_4^{2-} 、 NO_3^- 和 NH_4^+ 的压力更大^[72]。

与 Met 相比, Cys 在微生物分解后能释放更多的 SO_4^{2-} , 可作为植物生长更有利的硫源。在微生物吸收 6 h 后, 发现 15.6%~33.3% 的 Met-S 和 32.5%~44.1% 的 Cys-S 转化为 SO_4^{2-} ^[71]。大豆和玉米分别从土壤中吸收 SO_4^{2-} 和无机氮作为其主要的硫和氮来源^[92]。然而, 来自 Met 和 Cys 的氮仅约占土壤中总摄取氮的 1%, 而完整的 Met 和 Cys 约占总摄取氮的 0.2%。这表明, 由于农业土壤中的无机氮含量很高 (主要来自化肥), 这两种含硫氨基酸在植物氮营养中发挥的作用有限^[74]。然而, Ma 等^[92]发现 Met 和 Cys 对总硫吸收量 (即源于 Met 和 Cys 的有机硫和无机硫吸收量) 的贡献 (10%~15%) 比它们对氮吸收量的贡献大一个数量级, 这表明 Cys 和 Met 在土壤硫营养中发挥重要作用。硫素增加又可以提高土壤氮的有效性, 降低土壤硝态氮的淋溶损失^[177]。

植物对游离氨基酸的吸收可能会随土壤中的氨基酸浓度升高而增大^[178-179]。细胞死亡后会出现较高的土壤有机硫、氮瞬时浓度。在蚯蚓和三叶草分解后, 发现氨基酸在土壤中的热点区域浓度分别达到 45.3 和 2.7 mmol/L, 为根部吸收提供了高浓度的有机硫和氮^[172]。土壤 Cys 的分解是快速的 (50 $\mu\text{mol/L}$; $t_{1/2} = 1.37 \text{ h}$), 然而, 这一速度随着 Cys 浓度的增加而下降 (1 mmol/L; $t_{1/2} = 6.53 \sim 6.61 \text{ h}$)。当微生物利用率最低时, 此时植物对 Met 和 Cys 的吸收量最高^[71]。因此, 植物对有机硫的吸收主要发生在富含有机质的土壤中^[178, 179]。根际土壤含有大量来自根系分泌物和矿化植物组织所形成的氨基酸, 其含量高于非根际土壤溶液, 导致氨基酸的硫贡献可能很高^[175]。植物与土壤微生物对氮和硫存在竞争吸收^[165, 180-181]。土壤可溶性有机硫矿化所释放的无机硫和氮为植物根系提供了硫源和氮源^[182], 这表明, 由于从土壤到根系的单向营养流, 植物长期生长可以获取大量的氮和硫^[180]。此外, 利用同位素标记 ^{35}S -Cys 和 ^{35}S -Met 证明有机硫还可以通过菌根途径运输至植物体^[183]。在低硫条件下, 丛枝菌根 (AM) 共生可能增加作物对硫素的吸收。尽管根际区域的微生物和植物对养分竞争很激烈, 但生态位分化也在一定程度上促进了互利关系的形成, 这可以防止在根部吸收缓慢或没有吸收的条件下土壤硫和氮的损失, 并能为作物根部提供持续可用的硫和氮^[180]。

6 问题与展望

综上, 土壤中的可溶性有机硫对土壤硫循环至关重要。微生物对有机硫的利用受底物特性和土壤条件的制约。在微生物分解作用下, 氨基酸分解产物无机硫是植物生长的重要硫源, 同时植物可以利用有限的含硫氨基酸。

以下几个方面是今后重要研究方向:

1) 除蛋白质和氨基酸外, 可溶性有机硫在植物硫营养中的作用尚不清楚。各种形式的低分子量和高分子量有机硫的代谢过程是未知的, 且不清楚它们是否能被植物根系吸收利用。由于方法上的限制, 较难检测出植物对有机硫的长期吸收量。因此, 仍需要更多研究来明确有机硫对植物生长的贡献。此外, 由于土壤中大部分有机硫是难溶性的, 因此不能被土壤微生物和植物根系所利用, 它必须被分解成可溶性的形式, 才能被生物利用。目前仍需要大量研究来确定难溶性有机硫能否被土壤微生物分解为硫酸盐, 及其中的哪种成分可以被分解成具有高生物利用率的溶解形式, 并需明确其所涉及的主要过程。

2) 与硫酸盐相比, 目前人们对于从土壤中通过径流和淋溶损失的可溶性有机硫和颗粒态有机硫的量和形式了解不足, 需加强对可溶性有机硫流失方面的研究。温度、水分、光照、pH 等环境因子均会影响生态系统中的硫循环, 需进一步明确影响硫循环的主要环境因子。

3) 施肥策略和土壤硫的相关管理模式对作物生产和植物生长至关重要, 这两方面都需要开展进一步的研究。需找到合适的方式来调节农业土壤硫的生物利用率, 提高硫肥的使用效率, 以减少土壤硫的损失。此外, 还需要对不同条件下如何、何时、何地施用硫肥进行详细研究。

4) 微生物硫只占土壤有机硫的很小部分, 但这部分被认为是土壤硫循环中最活跃的硫, 也是为植物所利用的有机硫库的重要构成部分^[184], 其可利用性取决于其周转率。因此, 需要研究更多土壤类型和不同植物种中微生物硫的季节性变化, 并深入探讨微生物硫的代谢途径和调控机制, 包括硫氧化还原过程中的关键基因与酶及其与能量代谢之间的耦合关系等, 这有助于揭示微生物硫在生物地球化学循环中的作用。根瘤菌中的特定微生物种在硫循环中能发挥更大的作用, 但迄今为止, 无法确定能直接参与各个过程的特定微生物种及在土壤硫循环中

起主导作用的特定种群。更好地了解土壤微生物对养分供应的影响机制和过程,对于设计新型生物肥料尤为重要,对微生物进行合理组合可提高大量和微量营养元素(氮、磷、钾和硫等)的溶解度和植物利用率^[24, 185]。此外,大气中的含硫气体可以直接被叶片吸收,形成亚硫酸氢盐(HSO_3^-)和亚硫酸盐(SO_3^{2-}), HSO_3^- 在叶肉细胞间隙中具有很高的溶解度^[186]。因此,未来需要研究土壤和植物中挥发性硫的周转过程。

参考文献:

- [1] Stüeken E E, Catling D C, Buick R. Contributions to late Archaean sulphur cycling by life on land[J]. *Nature Geoscience*, 2012, 5(10): 722–725.
- [2] 华菊玲, 刘光荣, 黄劲松. 连作对芝麻根际土壤微生物群落的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(9): 2936–2942.
Hua J L, Liu G R, Huang J S. Effect of continuous cropping of sesame on rhizospheric microbial communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(9): 2936–2942.
- [3] Grant C A, Mahli S S, Karamanos R E. Sulfur management for rapeseed[J]. *Field Crops Research*, 2012, 128: 119–128.
- [4] Kovar J L. Maize response to sulfur fertilizer in three Iowa soils[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2021, 52(8): 905–915.
- [5] Piotrowska-Dlugosz A, Siwik-Ziomek A, Dlugosz J, Gozdowski D. Spatio-temporal variability of soil sulfur content and arylsulfatase activity at a conventionally managed arable field[J]. *Geoderma*, 2017, 295: 107–118.
- [6] 王利, 高祥照, 马文奇, 刘艳华. 中国农业中硫的消费现状、问题与发展趋势[J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(6): 1219–1226.
Wang L, Gao X Z, Ma W Q, Liu Y H. Sulphur consumption in Chinese agriculture: Situation and outlook[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2008, 14(6): 1219–1226.
- [7] 孙丽娟, 段德超, 彭程, 等. 硫对土壤重金属形态转化及植物有效性的影响研究进展[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(7): 2141–2148.
Sun L J, Duan D C, Peng C, *et al.* Influence of sulfur on the speciation transformation and phyto-availability of heavy metals in soil: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(7): 2141–2148.
- [8] 杨丽莹, 邵孟雅, 翟夜雨, 等. 硫对植物吸收积累镉的影响及其作用机制研究进展[J]. *中国农业科技导报*, 2023, 25(8): 10–21.
Yang L Y, Tai M Y, Zhai Y Y, *et al.* Progress of research on the effect of sulfur on cadmium uptake and accumulation by plants and its mechanism[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2023, 25(8): 10–21.
- [9] Liu Z, Zhuang Z, Yu Y, *et al.* Arsenic transfer and accumulation in the soil-rice system with sulfur application and different water managements[J]. *Chemosphere*, 2020, 269(5): 128772.
- [10] 包荣军, 郑树生. 土壤硫肥力与作物硫营养研究进展[J]. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2006, 18(3): 37–40.
Bao R J, Zheng S S. Progress on soil sulfur fertility and crop sulfur nutrition[J]. *Journal of Heilongjiang Bayi Agricultural University*, 2006, 18(3): 37–40.
- [11] Blair G J. Sulphur fertilisers: A global perspective[M]. York : Colchester: International Fertilizer Society, 2003.
- [12] Survey U G. Sulfur: Statistics and information[M]. Commonwealth of Virginia : US Geological Survey, 2018.
- [13] Sainz Rozas H R, Echeverria H E, Angelini H P. Organic carbon and pH levels in agricultural soils of the Pampa and extra-pampean regions of Argentina[J]. *Ciencia del Suelo*, 2011, 29(1): 29–37.
- [14] Durán A, Morrás H, Studdert G, Liu X B. Distribution, properties, land use and management of Mollisols in South America[J]. *Chinese Geographical Science*, 2011, 21: 511–530.
- [15] Kong J Q, He Z B, Chen L F, *et al.* Elevational variability in and controls on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in alpine forests[J]. *Ecosphere*, 2022, 13(4): e4010.
- [16] Rehm G W. Sulfur management for corn growth with conservation tillage[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2005, 69(3): 709–717.
- [17] Franzen D, Grant C A. Sulfur response based on crop, source, and landscape position[A]. Jez J. Sulfur: A missing link between soils, crops, and nutrition[C]. Madison: Soil Science Society of America 2008.
- [18] 郝庆菊, 王起超, 王其存, 李志博. 三江平原典型湿地及其开垦后土壤中总硫变化的初步研究[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(12): 2191–2194.
Hao Q J, Wang Q C, Wang Q C, Li Z B. Preliminary study on total sulfur in typical marsh wetland and arable soils in Sanjiang Plain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(12): 2191–2194.
- [19] Chalk P M, Inacio C T, Chen D. Tracing S dynamics in agro-ecosystems using ^{34}S [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 114: 295–308.
- [20] Oulehle F, Evans C D, Hofmeister J, *et al.* Major changes in forest carbon and nitrogen cycling caused by declining sulphur deposition[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(10): 3115–3129.
- [21] Barlog P, Grzebisz W, Lukowiak R. Faba bean yield and growth dynamics in response to soil potassium availability and sulfur application[J]. *Field Crops Research*, 2018, 219: 87–97.
- [22] Divito G A, Echeverria H E, Andrade F H, Sadras V O. Diagnosis of S deficiency in soybean crops: Performance of S and N: S determinations in leaf, shoot and seed[J]. *Field Crops Research*, 2015, 180: 167–175.
- [23] 吴志医, 黄也, 黄方, 等. 大豆突变体库的低硫耐性鉴定和资源筛选[J]. *南京农业大学学报*, 2022, 45(1): 11–17.
Wu Z Y, Huang Y, Huang F, *et al.* Evaluation of soybean mutants tolerance to low sulfur and identification of germplasm[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2022, 45(1): 11–17.
- [24] Joshi N, Gothalwal R, Singh M, Dave K. Novel sulphur-oxidizing bacteria consummate sulphur deficiency in oil seed crop[J]. *Archives of Microbiology*, 2021, 203(1): 1–6.
- [25] 张艳松, 张艳, 于汶加, 等. 中国硫资源供需形势分析及对策建议[J]. *中国矿业*, 2014, 23(8): 11–14.
Zhang Y S, Zhang Y, Yu W J, *et al.* Supply and demand situation of sulfur resources in China and relevant industry development

- countermeasure[J]. China Mining Magazine, 2014, 23(8): 11–14.
- [26] 刘崇群. 我国南方土壤硫的状况和对硫肥的需求[J]. 中国农资, 2005, (11): 52–53.
- Liu C Q. The status of soil sulphur and the need for sulphur fertilizer in the south of China[J]. China Agri-Production News, 2005, (11): 52–53.
- [27] 王丹, 汪宽鸿, 杨静, 等. 外源谷胱甘肽喷施对缺硫胁迫下小白菜谷胱甘肽代谢的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(3): 511–519.
- Wang D, Wang K H, Yang J, *et al.* Effects of exogenous glutathione on glutathione metabolism in pakchoi under sulfur deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2021, 27(3): 511–519.
- [28] 钱晓华, 杨平, 周学军, 等. 安徽省土壤有效硫现状及时空分布[J]. 植物营养与肥料学报, 2018, 24(5): 1357–1364.
- Qian X H, Yang P, Zhou X J, *et al.* Current situation and spatial-temporal distribution of soil available sulfur in Anhui Province[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2018, 24(5): 1357–1364.
- [29] 崔帅, 刘烁然, 王寅, 等. 吉林省旱地土壤有效硫含量及其与土壤有机质和全氮的关系[J]. 中国农业科学, 2022, 55(12): 2372–2383.
- Cui S, Liu S R, Wang Y, *et al.* Soil available sulfur content in Jilin Province and its correlation with soil organic matter and soil total nitrogen[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(12): 2372–2383.
- [30] 张璐, 蔡泽江, 王慧颖, 等. 中国稻田土壤有效态中量和微量元素含量分布特征[J]. 农业工程学报, 2020, 36(16): 62–70.
- Zhang L, Cai Z J, Wang H Y, *et al.* Distribution characteristics of effective medium and micronutrient element contents in paddy soils of China[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2020, 36(16): 62–70.
- [31] 徐杰, 张亚, 王浩宇, 等. 滇中元谋土壤养分元素分布特征及异常分析[J]. 西南农业学报, 2022, 35(5): 1151–1158.
- Xu J, Zhang Y, Wang H Y, *et al.* Distribution characteristics and anomaly analysis of soil nutrient elements in Yuanmou County, Central Yunnan Province[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2022, 35(5): 1151–1158.
- [32] 李娟, 林琼, 陈子聪, 等. 闽东南耕地土壤硫素平衡及有效硫丰缺状况研究[J]. 华北农学报, 2008, 23(增刊): 178–181.
- Li J, Lin Q, Chen Z C, *et al.* Sulphur balance and plentiful-lack of soil available sulphur in southeast of Fujian Province[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2008, 23(S): 178–181.
- [33] Skwierawska M, Benedycka Z, Jankowski K, Skwierawski A. Sulphur as a fertiliser component determining crop yield and quality[J]. Journal of Elementology, 2016, 21(2): 609–623.
- [34] Carciochi W D, Wyngaard N, Divito G A, *et al.* A comparison of indexes to estimate corn S uptake and S mineralization in the field[J]. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(3): 349–362.
- [35] 王东, 于振文, 王旭东. 硫素对冬小麦籽粒蛋白质积累的影响[J]. 作物学报, 2003, 29(6): 878–883.
- Wang D, Yu Z W, Wang X D. Effects of sulfur on protein accumulation in kernels of winter wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(6): 878–883.
- [36] 朱云集, 谢迎新, 谭金芳, 等. 砂土麦田追施硫肥对冬小麦产量和质量的影响[J]. 土壤通报, 2005, 36(5): 723–725.
- Zhu Y J, Xie Y X, Tan J F, *et al.* Effects of application of sulphur fertilizer on yield and quality of winter wheat in sand soil[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2005, 36(5): 723–725.
- [37] Kivi S T, Bailey R T. Modeling sulfur cycling and sulfate reactive transport in an agricultural groundwater system[J]. Agricultural Water Management, 2017, 185: 78–92.
- [38] Bona F, Monteiro F A. Nitrogen and sulfur fertilization and dynamics in a Brazilian entisol under pasture[J]. Soil Science Society of America Journal, 2010, 74(4): 1248–1258.
- [39] Komarnisky L A, Christopherson R J, Basu T K. Sulfur: Its clinical and toxicologic aspects[J]. Nutrition, 2003, 19(1): 54–61.
- [40] Wu S B, Kusch P, Wiessner A, *et al.* Sulphur transformations in constructed wetlands for wastewater treatment: A review[J]. Ecological Engineering, 2013, 52: 278–289.
- [41] Karimian N, Johnston S G, Burton E D. Iron and sulfur cycling in acid sulfate soil wetlands under dynamic redox conditions: A review[J]. Chemosphere, 2018, 197: 803–816.
- [42] Sharma R K, Cox M S, Oglesby C, Dhillon J M S. Revisiting the role of sulfur in crop production: A narrative review[J]. Journal of Agriculture and Food Research, 2024: 101013.
- [43] Kopittke P M, Dalal R C, Menzies N W. Sulfur dynamics in subtropical soils of Australia as influenced by long-term cultivation[J]. Plant and Soil, 2016, 402: 211–219.
- [44] Solomon D, Lehmann J, Kinyangi J, *et al.* Anthropogenic and climate influences on biogeochemical dynamics and molecular-level speciation of soil sulfur[J]. Ecological Applications, 2009, 19(4): 989–1002.
- [45] Eriksen J. Soil sulfur cycling in temperate agricultural systems[J]. Advances in Agronomy, 2009, 102: 55–89.
- [46] Kertesz M A, Mirleau P. The role of soil microbes in plant sulphur nutrition[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55: 1939–1945.
- [47] 杜光辉, 饶伟, 李鑫, 等. 水稻根际与非根际土壤硫素赋存形态转化及其迁移规律[J]. 环境科学, 2016, 37(7): 2779–2790.
- Du G H, Rao W, Li X, *et al.* Transformation and migration of sulfur speciation in the rhizosphere and bulk soil of paddy soil[J]. Environment Science, 2016, 37(7): 2779–2790.
- [48] Schmalz V, Grischek T, Gerstacker G, Worch E. Comparison of different extractants for the determination of inorganic sulphate in gypsum-free agricultural soils[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2001, 164(5): 577–578.
- [49] 万斯昂. 江苏盐城滨海湿地土壤—植物系统硫的分布和转化研究[D]. 吉林长春: 中国科学院大学博士学位论文, 2019.
- Wan S A. Distribution and transformation of sulfur in soil-plant system of coastal wetland in Yancheng, Jiangsu Province[D]. Changchun, Jilin: PhD Dissertation of University of Chinese Academy of Sciences, 2019.
- [50] 李男, 肖化云, 陈永忠, 等. 江西省表层土壤和苔藓硫含量及硫同位素组成对比研究[J]. 环境科学, 2013, 34(10): 3782–3787.
- Li N, Xiao H Y, Chen Y Z, *et al.* Comparisons of sulfur contents and isotopes between mosses and surface soils in Jiangxi Province[J]. Environmental Science, 2013, 34(10): 3782–3787.
- [51] 韩萌, 杨劲峰, 谢芳, 等. 长期施肥棕壤有机硫矿化特征及其驱动力[J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(3): 460–469.

- Han M, Yang J F, Xie F, *et al.* Driving factors of organic sulfur mineralization in brown soil under long-term fertilization[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2021, 27(3): 460–469.
- [52] 赵同科, 张国印, 马丽敏, 孙祖琰. 河北省土壤硫含量、形态与分布[J]. *植物营养与肥料学报*, 2001, 7(2): 178–182.
- Zhao T K, Zhang G Y, Ma L M, Sun Z Y. The contents forms and distribution of sulfur in soils of Hebei[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2001, 7(2): 178–182.
- [53] Goh K, Pamidi J. Plant uptake of sulphur as related to changes in the HI-reducible and total sulphur fractions in soil[J]. *Plant and Soil*, 2003, 250(1): 1–13.
- [54] Kasamatsu S, Ida T, Koga T, *et al.* High-precision sulfur metabolomics innovated by a new specific probe for trapping reactive sulfur species[J]. *Antioxidants and Redox Signaling*, 2021, 34(18): 1407–1419.
- [55] Kellogg J, Kang S. Metabolomics, an essential tool in exploring and harnessing microbial chemical ecology[J]. *Phytobiomes Journal*, 2020, 4(3): 195–210.
- [56] Withers E, Hill P W, Chadwick D R, Jones D L. Use of untargeted metabolomics for assessing soil quality and microbial function[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 143: 107758.
- [57] Scherer H W. Sulphur in crop production : Invited paper[J]. *European Journal of Agronomy*, 2001, 14(2): 81–111.
- [58] 沈育伊, 滕秋梅, 张德楠, 等. 湿地土壤硫组分特征及其影响因素的研究进展[J]. *生态科学*, 2021, 40(1): 182–191.
- Shen Y Y, Teng Q M, Zhang D N, *et al.* Review on soil sulfur fractions and influence factors in wetlands[J]. *Ecological Science*, 2021, 40(1): 182–191.
- [59] David M, Mitchell M, Nakas J. Organic and inorganic sulfur constituents of a forest soil and their relationship to microbial activity[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1982, 46(4): 847–852.
- [60] King G M, Klug M J. Comparative aspects of sulfur mineralization in sediments of a eutrophic lake basin[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1982, 43(6): 1406–1412.
- [61] Fakhraee M, Li J, Katsev S. Significant role of organic sulfur in supporting sedimentary sulfate reduction in low-sulfate environments [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2017, 213: 502–516.
- [62] Frster S, Welp G, Scherer H W. Sulfur specification in bulk soil as influenced by long-term application of mineral and organic fertilizers[J]. *Plant Soil and Environment*, 2012, 58(7): 316–321.
- [63] 马殿叶, 郭琳钰, 王梦茜, 等. 长期不同施肥下紫色土有机硫和芳基硫酸酯酶活性变化特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(7): 1198–1205.
- Ma D Y, Guo L Y, Wang M Q, *et al.* Variation tendency of organic sulfur and aryl sulfatase activities under long-term different fertilization in purple soil[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(7): 1198–1205.
- [64] Tanikawa T, Noguchi K, Nakanishi K, *et al.* Sequential transformation rates of soil organic sulfur fractions in two-step mineralization process[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2014, 50(2): 225–237.
- [65] Hu Z Y, Yang Z H, Xu C K, *et al.* Effect of crop growth on the distribution and mineralization of soil sulfur fractions in the rhizosphere[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, 165(3): 249–254.
- [66] Hu Z Y, Haneklaus S, Wang S P, *et al.* Comparison of mineralization and distribution of soil sulfur fractions in the rhizosphere of oilseed rape and rice[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2003, 34(15/16): 2243–2257.
- [67] Houle D, Carignan R, Ouimet R. Soil organic sulfur dynamics in a coniferous forest[J]. *Biogeochemistry*, 2001, 53(1): 105–124.
- [68] Kaiser K, Guggenberger G. Dissolved organic sulphur in soil water under *Pinus sylvestris* L. and *Fagus sylvatica* L. stands in northeastern Bavaria, Germany variations with seasons and soil depth[J]. *Biogeochemistry*, 2005, 72(3): 337–364.
- [69] Wang D Y, Chadwick D R, Hill P W, *et al.* Rapid microbial uptake and mineralization of ¹⁴C-labelled cysteine and methionine along a grassland productivity gradient[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 180: 109022.
- [70] Jones D L, Shannon D, Murphy D V, Farrar J. Role of dissolved organic nitrogen (DON) in soil N cycling in grassland soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(5): 749–756.
- [71] Ma Q X, Hill P W, Chadwick D R, *et al.* Competition for S-containing amino acids between rhizosphere microorganisms and plant roots: The role of cysteine in plant S acquisition[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2021, 57(6): 825–836.
- [72] Ma Q X, Kuzyakov Y, Pan W K, *et al.* Substrate control of sulphur utilisation and microbial stoichiometry in soil: Results of ¹³C, ¹⁵N, ¹⁴C, and ³⁵S quad labelling[J]. *The International Society for Microbial Ecology Journal*, 2021, 15(11): 3148–3158.
- [73] Niknahad-Gharmakher H, Piutti S, Machet J M, *et al.* Mineralization-immobilization of sulphur in a soil during decomposition of plant residues of varied chemical composition and S content[J]. *Plant and Soil*, 2012, 360(1/2): 391–404.
- [74] Ma Q X, Tang S, Pan W K, *et al.* Effects of farmyard manure on soil S cycling: Substrate level exploration of high-and low-molecular weight organic S decomposition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108359.
- [75] Wang D Y, Chadwick D R, Hill P W, *et al.* Tracing the mineralization rates of C, N and S from cysteine and methionine in a grassland soil: A ¹⁴C and ³⁵S dual-labelling study[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 177: 108906.
- [76] Ren L J, Bai H H, Yu X, *et al.* Molecular composition and seasonal variation of amino acids in urban aerosols from Beijing, China[J]. *Atmospheric Research*, 2018, 203: 28–35.
- [77] Hees P A W V, Jones D L, Finlay R, *et al.* The carbon we do not see—the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: A review[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(1): 1–13.
- [78] Ibrahim H, Tremblay L. Origin of dissolved organic sulfur in marine waters and the impact of abiotic sulfurization on its composition and fate[J]. *Marine Chemistry*, 2023, 254: 104273.
- [79] Prasad R, Shivay Y S. Sulphur in soil, plant and human nutrition[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 2018, 88: 429–434.

- [80] Poulin B A. Selective photochemical oxidation of reduced dissolved organic sulfur to inorganic sulfate[J]. *Environmental Science and Technology Letters*, 2023, 10(6): 499–505.
- [81] Tanikawa T, Noguchi K, Nakanishi K, *et al.* Sequential transformation rates of soil organic sulfur fractions in two-step mineralization process[J]. *Biology and Fertility of Soils: Cooperating Journal of the International Society of Soil Science*, 2014, 50(2): 225–237.
- [82] 张宏, 李颖杰, 王文颖, 王禄山. 微生物硫循环网络的研究进展[J]. *微生物学报*, 2021, 61(6): 1567–1581.
Zhang H, Li Y J, Wang W Y, Wang L S. Research progress of the microbial sulfur-cycling network[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(6): 1567–1581.
- [83] Brigatti M F, Lugli C, Montorsi S, Poppi L. Effects of exchange cations and layer-charge location on cysteine retention by smectites [J]. *Clays and Clay Minerals*, 1999, 47(5): 664–671.
- [84] Ma Q X, Luo Y, Wen Y, *et al.* Carbon and sulphur tracing from soil organic sulphur in plants and soil microorganisms[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 107971.
- [85] Santana M M, Dias T, Gonzalez J M, Cruz C. Transformation of organic and inorganic sulfur—adding perspectives to new players in soil and rhizosphere[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108306.
- [86] 王凡, 朱云集, 路玲. 土壤中的硫素及其转化研究综述[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(5): 249–253.
Wang F, Zhu Y J, Lu L. Sulphur in soil and its transformations[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(5): 249–253.
- [87] 褚磊, 于君宝, 管博. 土壤有机硫矿化研究进展[J]. *土壤通报*, 2014, 45(1): 240–245.
Chu L, Yu J B, Guan B. Advances on organic sulphur mineralization of soil[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2014, 45(1): 240–245.
- [88] Riffaldi R, Saviozzi A, Cardelli R, *et al.* Sulphur mineralization kinetics as influenced by soil properties[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, 43(2): 209–214.
- [89] 李新华, 刘景双, 朱振林, 张锡金. 三江平原小叶章湿地土壤有机硫矿化特征研究[J]. *山东农业科学*, 2008, (9): 42–45.
Li X H, Liu J S, Zhu Z L, Zhang X J. Study on mineralization characteristics of soil organic sulfur in *Deyeuxia angustifolia* wetland of Sanjiang Plain[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2008, (9): 42–45.
- [90] 迟凤琴, 张玉龙, 汪景宽, 等. 东北黑土有机硫矿化动力学特征及其影响因素[J]. *土壤学报*, 2008, 45(2): 288–295.
Chi F Q, Zhang Y L, Wang J K, *et al.* Dynamics of soil organic sulfur mineralization in black soils of northeast China and its affecting factors[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45(2): 288–295.
- [91] 李文革, 刘志坚, 谭周进, 谢桂先. 土壤酶功能的研究进展[J]. *湖南农业科学*, 2006, (6): 34–36.
Li W G, Liu Z J, Tan Z J, Xie G X. Advances in the study of soil enzyme functions[J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2006, (6): 34–36.
- [92] Ma Q X, Pan W K, Tang S, *et al.* Maize and soybean experience fierce competition from soil microorganisms for the uptake of organic and inorganic nitrogen and sulphur: A pot test using ^{13}C , ^{15}N , ^{14}C , and ^{35}S labelling[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 157: 108260.
- [93] Carciocchi W D, Mateos J, Divito G A, *et al.* Sulfur mineralization: A key process for diagnosing its deficiency in wheat[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2019, 83(5): 1553–1563.
- [94] McGill W, Cole C. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter[J]. *Geoderma*, 1981, 26(4): 267–286.
- [95] Qi J H, Liu Y B, Wang Z R, *et al.* Variations in microbial functional potential associated with phosphorus and sulfur cycling in biological soil crusts of different ages at the Tengger Desert, China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 165: 104022.
- [96] Chen H, Liu J, Li D J, *et al.* Controls on soil arylsulfatase activity at a regional scale[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2019, 90: 9–14.
- [97] Cregut M, Piutti S, Slezacek-Deschaumes S, Benizri E. Compartmentalization and regulation of arylsulfatase activities in *Streptomyces* sp., *Microbacterium* sp. and *Rhodococcus* sp. soil isolates in response to inorganic sulfate limitation[J]. *Microbiological Research*, 2013, 168(1): 12–21.
- [98] Möller A, Kaiser K, Kanchanakool N, *et al.* Sulfur forms in bulk soils and alkaline soil extracts of tropical mountain ecosystems in northern Thailand[J]. *Soil Research*, 2002, 40(1): 161–175.
- [99] Solomon D, Lehmann J, Tekalign M, *et al.* Sulfur fractions in particle-size separates of the sub-humid Ethiopian highlands as influenced by land use changes[J]. *Geoderma*, 2001, 102(1/2): 41–59.
- [100] Blum S C, Lehmann J, Solomon D, *et al.* Sulfur forms in organic substrates affecting S mineralization in soil[J]. *Geoderma*, 2013, 200: 156–164.
- [101] Solomon D, Lehmann J, de Zarruk K K, *et al.* Speciation and long- and short-term molecular-level dynamics of soil organic sulfur studied by X-ray absorption near-edge structure spectroscopy[J]. *Journal of Environmental Quality*, 2011, 40(3): 704–718.
- [102] Luo W T, Dijkstra F A, Bai E, *et al.* A threshold reveals decoupled relationship of sulfur with carbon and nitrogen in soils across arid and semi-arid grasslands in northern China[J]. *Biogeochemistry*, 2016, 127(1): 141–153.
- [103] Ghani A, McLaren R, Swift R. Sulphur mineralisation and transformations in soils as influenced by additions of carbon, nitrogen and sulphur[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, 24(4): 331–341.
- [104] Kemmitt S J, Wright D, Goulding K W T, Jones D L. pH regulation of carbon and nitrogen dynamics in two agricultural soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(5): 898–911.
- [105] Malik A A, Martiny J B H, Brodie E L, *et al.* Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change[J]. *Nature Publishing Group*, 2020, 14(1): 1–9.
- [106] Vidyalakshmi R, Paranthaman R, Bhagyaraj R. Sulphur oxidizing bacteria and pulse nutrition: A review[J]. *World Journal of Agricultural Sciences*, 2009, 5(3): 270–278.
- [107] Kushkevych I, Cejnar J, Tremel J, *et al.* Recent advances in metabolic pathways of sulfate reduction in intestinal bacteria[J]. *Cells*, 2020, 9(3): 698.

- [108] Abdulina D, Kovac J, Iutynska G, Kushkevych I. ATP sulfurylase activity of sulfate-reducing bacteria from various ecotopes[J]. *3 Biotech*, 2020, 10(2): 55.
- [109] Romero L C, Aroca M N, Laureano-Marín A M, *et al.* Cysteine and cysteine-related signaling pathways in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Plant*, 2014, 7(2): 264–276.
- [110] 王亚鑫, 吴玉, 张洪琳, 等. 微生物硫代谢及其驱动下建立的生物生态关系[J]. *微生物学报*, 2022, 62(3): 930–948.
- Zhang Y X, Wu Y, Zhang H L, *et al.* Microbial sulfur metabolism and the bioecological relationships driven by sulfur metabolism[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(3): 930–948.
- [111] Matthias K. Microbial sulphate reduction at a low pH[J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2008, 64(3): 329–342.
- [112] George P B L, Coelho K P, Creer S, *et al.* Decoupled richness of generalist anaerobes and sulphate-reducing bacteria is driven by pH across land uses in temperate soils[J]. *European Journal of Soil Science*, 2021, 72(6): 2445–2456.
- [113] Aula L, Dhillion J S, Omara P, *et al.* World sulfur use efficiency for cereal crops[J]. *Agronomy Journal*, 2019, 111(5): 2485–2492.
- [114] Singh S P, Singh R, Singh M P, Singh V P. Impact of sulfur fertilization on different forms and balance of soil sulfur and the nutrition of wheat in wheat-soybean cropping sequence in tarai soil[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2014, 37(4): 618–632.
- [115] Chien S H, Gearhart M M, Villagarcía S. Comparison of ammonium sulfate with other nitrogen and sulfur fertilizers in increasing crop production and minimizing environmental impact: A review[J]. *Soil Science*, 2011, 176(7): 327–335.
- [116] Ercoli L, Arduini I, Mariotti M, *et al.* Management of sulphur fertiliser to improve durum wheat production and minimise S leaching[J]. *European Journal of Agronomy*, 2012, 38: 74–82.
- [117] Schoenau J J, Malhi S S. Sulfur forms and cycling processes in soil and their relationship to sulfur fertility[A]. Jez J. Sulfur: A missing link between soils, crops, and nutrition[C]. Madison: Soil Science Society of America 2008.
- [118] 李新华, 刘景双, 于君宝, 王金达. 土壤硫的氧化还原及其环境生态效应[J]. *土壤通报*, 2006, 37(1): 159–163.
- Li X H, Liu J S, Yu J B, Wang J D. Oxidation-reduction of sulfur in soil and its environmental-ecological impact[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2006, 37(1): 159–163.
- [119] Zhou W, He P, Li S T, Lin B. Mineralization of organic sulfur in paddy soils under flooded conditions and its availability to plants[J]. *Geoderma*, 2005, 125(1/2): 85–93.
- [120] 张晋华, 周志翰, 聂亚峰, 等. 水稻土中甲硫氨酸分解释放挥发性含硫气体的影响因素[J]. *环境科学*, 2000, 21(6): 37–41.
- Zhang J H, Zhou Z H, Nie Y F, *et al.* Influence factors of volatile sulfur gases produced from the decomposition of methionine in paddy soil[J]. *Environmental Science*, 2000, 21(6): 37–41.
- [121] Jan M, Roberts P, Tonheim S, Jones D. Protein breakdown represents a major bottleneck in nitrogen cycling in grassland soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(11): 2272–2282.
- [122] Ramírez-Sánchez O, Pérez-Rodríguez P, Delaye L, Tiessen A. Plant proteins are smaller because they are encoded by fewer exons than animal proteins[J]. *Genomics, Proteomics and Bioinformatics*, 2016, 14(6): 357–370.
- [123] Greenfield L M, Hill P W, Seaton F M, *et al.* Is soluble protein mineralisation and protease activity in soil regulated by supply or demand?[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 108007.
- [124] Greenfield L M, Hill P W, Paterson E, *et al.* Methodological bias associated with soluble protein recovery from soil[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 11186.
- [125] Näsholm T, Kielland K, Ganeteg U. Uptake of organic nitrogen by plants[J]. *New Phytologist*, 2009, 182(1): 31–48.
- [126] Jones D L, Kielland K. Amino acid, peptide and protein mineralization dynamics in a taiga forest soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 55: 60–69.
- [127] Ma Q X, Wen Y, Pan W K, *et al.* Soil carbon, nitrogen, and sulphur status affects the metabolism of organic S but not its uptake by microorganisms[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 149: 107943.
- [128] Hill P, Jones D L. Plant-microbe competition: Does injection of isotopes of C and N into the rhizosphere effectively characterise plant use of soil N?[J]. *New Phytologist*, 2018, 221(2): 796–806.
- [129] Wilkinson A, Hill P W, Farrar J F, *et al.* Rapid microbial uptake and mineralization of amino acids and peptides along a grassland productivity gradient[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 72: 75–83.
- [130] Brailsford F, Glanville H, Wang D Y, *et al.* Rapid depletion of dissolved organic sulphur (DOS) in freshwaters[J]. *Biogeochemistry*, 2020, 149(1): 105–113.
- [131] Ma Q X, Wen Y, Wang D Y, *et al.* Farmyard manure applications stimulate soil carbon and nitrogen cycling by boosting microbial biomass rather than changing its community composition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144: 107760.
- [132] Ma Q X, Pan W K, Tang S, *et al.* Plants can access limited amounts of nitrogen-and sulphur-containing amino acids in soil owing to rapid microbial decomposition[J]. *Plant and Soil*, 2022, 480(1): 57–70.
- [133] Manzoni S, Čapek P, Mooshammer M, *et al.* Optimal metabolic regulation along resource stoichiometry gradients[J]. *Ecology Letters*, 2017, 20(9): 1182–1191.
- [134] Mooshammer M, Wanek W, Hämmerle I, *et al.* Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon: Nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 3694.
- [135] Spohn M, Ermak A, Kuzyakov Y. Microbial gross organic phosphorus mineralization can be stimulated by root exudates—a ³³P isotopic dilution study[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65: 254–263.
- [136] Cao X C, Chen X Y, Li X Y, *et al.* Rice uptake of soil adsorbed amino acids under sterilized environment[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 13–21.
- [137] Georgiou K, Abramoff R Z, Harte J, *et al.* Microbial community-level regulation explains soil carbon responses to long-term litter manipulations[J]. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 1223.
- [138] Sinsabaugh R L, Moorhead D L, Xu X F, Litvak M E. Plant, microbial and ecosystem carbon use efficiencies interact to stabilize

- microbial growth as a fraction of gross primary production[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1518–1526.
- [139] Fitzgerald J W, Andrew T L. Mineralization of methionine sulphur in soils and forest floor layers[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1984, 16(6): 565–570.
- [140] Tatko C D, Waters M L. Investigation of the nature of the methionine- π interaction in B-hairpin peptide model systems[J]. *Protein Science*, 2004, 13(9): 2515–2522.
- [141] Zhang Y Q, Brock M, Keller N P. Connection of propionyl-CoA metabolism to polyketide biosynthesis in *Aspergillus nidulans*[J]. *Genetics*, 2004, 168(2): 785–794.
- [142] Fitzgerald J, Hale D, Swank W. Sulphur-containing amino acid metabolism in surface horizons of a hardwood forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1988, 20(6): 825–831.
- [143] Akashi H, Gojobori T. Metabolic efficiency and amino acid composition in the proteomes of *Escherichia coli* and *Bacillus subtilis*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, 99(6): 3695–3700.
- [144] Wang S Q, Shen S L, Zhang Y R, *et al.* Recent progress in fluorescent probes for the detection of biothiols[J]. *Chinese Journal of Organic Chemistry*, 2014, 34(9): 1717.
- [145] Takagi H, Ohtsu I. L-Cysteine metabolism and fermentation in microorganisms[J]. *Amino Acid Fermentation*, 2017, 159: 129–151.
- [146] Bustos I, Martínez-Bartolomé M A, Achemchem F, *et al.* Volatile sulphur compounds-forming abilities of lactic acid bacteria: C–S lyase activities[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2011, 148(2): 121–127.
- [147] Nozaki T, Ali V, Tokoro M. Sulfur-containing amino acid metabolism in parasitic protozoa[J]. *Advances in Parasitology*, 2005, 60: 1–99.
- [148] Fitzgerald J, Watwood M. Amino-acid metabolism in forest soil—isolation and turnover of organic matter covalently labelled with ^{35}S -methionine[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1988, 20(6): 833–838.
- [149] Apostel C, Dippold M, Kuzyakov Y. Biochemistry of hexose and pentose transformations in soil analyzed by position-specific labeling and ^{13}C -PLFA[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 80: 199–208.
- [150] 李致同, 亢宗静, 王智慧, 等. 两种母质的红壤性水稻土中微生物硫循环代谢途径特征[J/OL]. 土壤学报. (2022-10-09)[2023-03-28]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20230327.1541.004.html>.
- Li Z T, Kang Z J, Wang Z H, *et al.* The traits of microbial sulfur cycling metabolic pathways in two red paddy soils developed from different parent materials[J/OL]. *Acta Pedologica Sinica*. (2022-10-09)[2023-03-28]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20230327.1541.004.html>.
- [151] 高燕, 梁爱珍, 黄丹丹, 等. 长期免耕对黑土氮磷硫循环微生物功能潜力的影响[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(4): 913–920.
- Gao Y, Liang A Z, Huang D D, *et al.* Effect of long-term no-tillage on the functional potential of microorganisms involved in the nitrogen, phosphorus and sulfur cycles of black soil[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(4): 913–920.
- [152] Hanson B T, Dimitri Kits K, Löffler J, *et al.* Sulfoquinovose is a select nutrient of prominent bacteria and a source of hydrogen sulfide in the human gut[J]. *The International Society for Microbial Ecology Journal*, 2021, 15(9): 2779–2791.
- [153] 陈吉, 蔡柏岩. 植物对硫素的吸收、转运及利用的研究进展[J]. *中国农学通报*, 2021, 37(29): 42–46.
- Chen J, Cai B Y. Absorption, transport and utilization of sulfur in plants: A review[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2021, 37(29): 42–46.
- [154] Koprivova A, Kopriva S. Molecular mechanisms of regulation of sulfate assimilation: First steps on a long road[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 589.
- [155] Yoshimoto N, Takahashi H, Smith F W, *et al.* Two distinct high-affinity sulfate transporters with different inducibilities mediate uptake of sulfate in *Arabidopsis* roots[J]. *The Plant Journal*, 2002, 29(4): 465–473.
- [156] 邵俊雯, 王婉瑕, 李瑞莉, 赵红玉. 植物硫酸盐转运体研究进展[J]. *浙江农业科学*, 2023, 64(6): 1417–1425.
- Shao J W, Wang W X, Li R L, Zhao H Y. Advances in the study of plant sulfate transporters[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2023, 64(6): 1417–1425.
- [157] Chen Z, Zhao P X, Miao Z Q, *et al.* SULTR3s function in chloroplast sulfate uptake and affect ABA biosynthesis and the stress response[J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(1): 593–604.
- [158] 黄丽雅, 李方剑, 张亚楠, 等. 植物响应低硫胁迫的分子生物学机制研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(4): 732–753.
- Huang L Y, Li F J, Zhang Y N, *et al.* Advances on molecular mechanisms of plants in response to low sulfur stress[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(4): 732–753.
- [159] 刘森, 梁正伟. 草地生态系统硫循环研究进展[J]. *华北农学报*, 2009, 24(S2): 257–262.
- Liu M, Liang Z W. Progress on the sulphur cycle in grassland ecosystem[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2009, 24(S2): 257–262.
- [160] Hawkesford M J. Plant responses to sulphur deficiency and the genetic manipulation of sulphate transporters to improve S-utilization efficiency[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 131–138.
- [161] 刘潮, 蔡建, 褚洪龙, 等. miR395分子特征及其在调控植物硫稳态中的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2022, 58(9): 1629–1638.
- Liu C, Cai J, Chu H L, *et al.* Molecular characteristics of miR395 and its research progress in regulating plant sulfur homeostasis[J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(9): 1629–1638.
- [162] Maillard A, Sorin E, Etienne P, *et al.* Non-specific root transport of nutrient gives access to an early nutritional indicator: The case of sulfate and molybdate[J]. *PLoS ONE*, 2016, 11: e0166910.
- [163] Schiavon M, Pittarello M, Pilon-Smits E, *et al.* Selenate and molybdate alter sulfate transport and assimilation in *Brassica juncea* L. Czern.: Implications for phytoremediation[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 75: 41–51.
- [164] Shinmachi F, Buchner P, Stroud J L, *et al.* Influence of sulfur deficiency on the expression of specific sulfate transporters and the distribution of sulfur, selenium, and molybdenum in wheat[J]. *Plant*

- Physiology*, 2010, 153(1): 327–336.
- [165] Ganeteg U, Ahmad I, Jämtgård S, *et al.* Amino acid transporter mutants of *Arabidopsis* provides evidence that a non-mycorrhizal plant acquires organic nitrogen from agricultural soil[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2017, 40(3): 413–423.
- [166] Jones D L, Healey J R, Willett V B, *et al.* Dissolved organic nitrogen uptake by plants—an important N uptake pathway?[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(3): 413–423.
- [167] Ma Q X, Cao X C, Xie Y N, *et al.* Effect of pH on the uptake and metabolism of glycine in pak choi (*Brassica chinensis* L.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 133: 139–150.
- [168] Warren C R. Quaternary ammonium compounds can be abundant in some soils and are taken up as intact molecules by plants[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(2): 476–485.
- [169] Paungfoo-Lonhienne C, Lonhienne T G, Rentsch D, *et al.* Plants can use protein as a nitrogen source without assistance from other organisms[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(11): 4524–4529.
- [170] Paungfoo-Lonhienne C, Lonhienne T G, Mudge S R, *et al.* DNA is taken up by root hairs and pollen, and stimulates root and pollen tube growth[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(2): 799–805.
- [171] Hill P W, Farrar J, Roberts P, *et al.* Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition[J]. *Nature Climate Change*, 2011, 1: 50–53.
- [172] Hill E J, Jones D L, Paterson E, Hill P W. Hotspots and hot moments of amino acid N in soil: Real-time insights using continuous microdialysis sampling[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 40–43.
- [173] Jones D, Magthab E, Gleeson D, *et al.* Microbial competition for nitrogen and carbon is as intense in the subsoil as in the topsoil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 117: 72–82.
- [174] Maggioni A, Renosto F. Cysteine and methionine regulation of sulfate uptake in potato tuber discs (*Solanum tuberosum*) [J]. *Physiologia Plantarum*, 1977, 39(2): 143–147.
- [175] Ma Q X, Xu M, Liu M J, *et al.* Organic and inorganic sulfur and nitrogen uptake by co-existing grassland plant species competing with soil microorganisms[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108627.
- [176] 郭楠, 瞿红叶, 高菲, 徐国华. 氨基酸转运蛋白介导植物免疫研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(12): 2360–2370.
- Guo N, Qu H Y, Gao F, Xu G H. The roles of amino acid transporters in plant immunity[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2023, 29(12): 2360–2370. [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2023, 29(12)(1): 2360–2370.
- [177] 全小龙, 郑元铭, 段中华, 等. 青海河曲草地土壤全硫及主要养分分布特征[J]. *草业科学*, 2020, 37(11): 2234–2242.
- Quan X L, Zheng Y M, Duan Z H, *et al.* Characterizing distribution of soil total sulfur and major nutrients in Hequ grassland of Qinghai Province[J]. *Pratacultural Science*, 2020, 37(11): 2234–2242.
- [178] Hill P W, Broughton R, Bougoure J, *et al.* Angiosperm symbioses with non-mycorrhizal fungal partners enhance N acquisition from ancient organic matter in a warming maritime Antarctic[J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(12): 2111–2119.
- [179] Jones D L, Shannon D, Junvee-Fortune T, Farrar J F. Plant capture of free amino acids is maximized under high soil amino acid concentrations[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(1): 179–181.
- [180] Kuzyakov Y, Xu X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: Mechanisms and ecological relevance[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 656–669.
- [181] Ma Q X, Wu L H, Wang J, *et al.* Fertilizer regime changes the competitive uptake of organic nitrogen by wheat and soil microorganisms: An in-situ uptake test using ^{13}C , ^{15}N labelling, and ^{13}C -PLFA analysis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 319–327.
- [182] Seegmüller S, Rennenberg H. Transport of organic sulfur and nitrogen in the roots of young mycorrhizal pedunculate oak trees (*Quercus robur* L.) [J]. *Plant and Soil*, 2002, 242(2): 291–297.
- [183] 路成成, 蔡柏岩. 丛枝菌根真菌与植物硫素营养研究进展[J]. *微生物学通报*, 2021, 48(5): 1747–1754.
- Lu C C, Cai B Y. Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi and plant sulfur nutrition[J]. *Microbiology China*, 2021, 48(5): 1747–1754.
- [184] Chapman S J. Microbial sulphur in some Scottish soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(3): 301–305.
- [185] Miransari M. Soil microbes and the availability of soil nutrients[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(11): 3075–3084.
- [186] Omasa K, Saji H, Youssefian S, Kondo N. Air pollution and plant biotechnology: Prospects for phytomonitoring and phytoremediation [M]. Berlin: Springer Science and Business Media, 2002.