

高等植物含钼酶与钼营养

孙学成^{1,2} 胡承孝^{1,*}

¹华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070; ²三峡大学机械与材料学院, 湖北宜昌 443002

Molybdoenzymes and Molybdenum Nutrition in Higher Plants

SUN Xue-Cheng^{1,2}, HU Cheng-Xiao^{1,*}

¹College of Resource and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; ²College of Mechanical and Material, China Three Gorge University, Yichang, Hubei 443002, China

摘要 就高等植物中的含钼酶, 钼与植物碳氮及其它元素代谢的关系, 钼与激素合成及植物抗性的关系, 以及植物钼营养基因型差异的研究进展作了介绍。

关键词 钼酶; 钼营养; 钼辅因子; 高等植物

钼是植物、动物和微生物正常生命活动必需的微量元素, 其生理功能与生物体内的钼酶紧紧联系在一起。目前, 在生物体内发现的含钼酶已超过 40 种, 但能确证存在于高等植物中的含钼酶有 4 种: 硝酸还原酶、黄嘌呤脱氢酶、醛氧化酶、亚硫酸盐氧化酶。钼酶通过催化氧化还原反应调控碳代谢、氮代谢、硫代谢、激素代谢等过程, 进而发挥其在植物体中的生理功能。目前, 植物钼营养的研究已从豆科作物扩展到非豆科作物, 钼与植物抗寒性、抗旱性等的关系以及植物钼营养基因型差异的研究正在起步。本文介绍了高等植物含钼酶与钼营养的研究进展。

1 钼酶和钼辅因子

1.1 钼辅因子 钼辅因子是真核生物钼酶的重要组成部分, 在小麦、大麦、烟草、拟南芥等植物中都确证有钼辅因子的存在。钼辅因子是植物体内硝酸还原酶、黄嘌呤脱氢酶、亚硫酸盐氧化酶、醛氧化酶等钼酶的共同组分之一^[1, 2]。Mendel 和 Hansch^[1]提出, 高等植物的钼辅因子的合成大致有 3 步: 先是鸟苷-X-磷酸衍生物转化为蝶呤化合物(称为前体 Z); 前体 Z 得到硫形成钼蝶呤(MPT); 最后, Mo 插入 MPT, 产生有活性的钼辅因子。烟草(*Nicotiana glauca*)突变体有 6 个基因位点(*cnxA*~*cnxF*)与有活性的钼辅因子的合成有关。其中, *cnxA* 位点突变体大体上能合成 MPT, 但不能产生有活力的 Mo-Co 因子, 而钼则可修复 *cnxA* 位点突变体, 产生有活性的 Mo-Co 因子^[3, 4]。拟南芥植物蛋白 *cnx1* 也在钼辅因子合成

末端起作用, 如在 MPT 中插入 Mo 并转化 MPT 为钼辅因子^[5]。高等植物钼辅因子合成过程受哪些基因调控, 合成过程中各酶和蛋白质相互作用机制有待深入研究。

1.2 高等植物中的钼酶

1.2.1 硝酸还原酶(nitrate reductase, NR) NR 催化硝酸盐同化反应的第一步, 在氮代谢中有至关重要的作用。通常认为, NR 存在于细胞质中, 是一种分子量约为 200 kD 的二聚体蛋白。硝酸盐的同化是一个复杂的调控过程, 受环境因素和植物体内信号如硝酸盐含量、光照度、CO₂ 浓度和植物激素等的影响。NR 是一种诱导性酶, 其活性受 NO₃⁻ 和 Mo 共同诱导。NO₃⁻ 诱导过程慢, 需要形成依赖 mRNA 的前体蛋白; Mo 的诱导很快, 因为钼只参与前体蛋白激活^[6]。最近有研究表明, 硝酸盐不仅是氮同化的底物, 还可能作为一种调控信号调节氮代谢和碳代谢过程并促进根系发育^[7, 8]。钼对高等植物中的影响以及钼与氮代谢的关系值得深入研究。

1.2.2 黄嘌呤脱氢酶(xanthine dehydrogenase, XDH) XDH 是以脱氢酶而不是氧化酶的形式存在于植物的多种组织与器官中, 迄今已从绿藻、豆类作物根瘤和小麦叶片中分离纯化出 XDH。植物

收稿 2004-09-17 修定 2004-12-29

资助 国家自然科学基金(30070431)。

*通讯作者(E-mail: hucx@hazu.edu.cn, Tel: 027-87282043)。

中的 XDH 通常与黄嘌呤和次黄嘌呤有高度的亲和性, 也能以嘌呤和蝶呤为底物, 但亲和力较低^[9]。植物体内的 XDH 和动物体内的黄嘌呤氧化酶(XO) 结构相似, 含有 2 个相同的亚基, 是一种同型二聚体结构, 分子量为 300 kD。每个亚基含有 1 个钼辅因子、1 个黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD) 和 4 个 Fe-S 组分。拟南芥中 XDH 基因已经注释, XDH 与嘌呤代谢、氮代谢、激素代谢、活性氧代谢和衰老过程有关^[10]。缺钼时, 黄嘌呤代谢受阻, 氮由下部叶向上部叶和籽粒中运输受阻, 导致植物生长差。据推测, 在 ABA 间接合成途径中, C₄₀ 类胡萝卜素裂解成黄嘌呤核苷后为 XDH 氧化成 ABA。烟草突变体 *aba1* 缺失钼辅因子导致 ABA 合成的最后一步即脱落醛氧化为 ABA 受阻, ABA 不能合成^[11,12]。在豌豆叶片中, 随着超氧化物歧化酶含量的升高, XDH 含量也急剧升高, 其它与活性氧代谢相关的酶活性也同时升高。XDH 与衰老过程有关, 在衰老过程中, 与氧自由基代谢相关的酶活性和过氧化物增加, XDH 在活性氧代谢过程中的作用尚不清楚^[13]。XDH 在细胞中的亚细胞位置也不清楚, 最初认为它存在于微体中, 后来有报道指出在豌豆叶片的过氧化酶体中有 XDH 存在, 催化黄嘌呤分解成尿酸。另一方面, 研究豇豆根瘤免疫细胞化学的结果表明, XDH 存在于细胞质中, 分析拟南芥中 XDH 序列可见到相应的靶信号^[14,15]。XDH 与活性氧代谢、细胞凋亡、衰老等过程的关系将是今后研究的热点。

1.2.3 醛氧化酶(aldehyde oxidase, AO) AO 存在于细胞质中, 分子量约 300 kD, 其单体包括黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD)、Fe 和钼辅因子。玉米^[16]、番茄^[17]和拟南芥^[18]中的 AO 基因已经克隆。拟南芥中编码 AO 的 4 种 cDNA 定位于不同的染色体上。AO 在植物激素合成中有重要作用, AO 同工酶可以以脱落醛、吲哚-3-醛、吲哚-3-乙醛、苯甲醛为底物。拟南芥 AO 同工酶 AO3 催化 ABA 生物合成的最后一步, 使脱落醛转变为 ABA。也有报道指出, AO 催化吲哚-3-乙醛转化为 IAA。拟南芥 IAA 过量突变体 *sur1* 中 AO 同工酶 AO1 的活性是野生型的 5 倍。Mo-Co 因子缺失的烟草、大麦和番茄突变体也缺失 ABA-AO 和 XDH, 不能合成 ABA^[19]。植物体内的 AO 是一个多基因家族表

达的产物, 它们催化 ABA 合成的最后一步, 也可以催化 IAA 合成的最后一步, 而 ABA 和 IAA 在植物的发育和增强对环境胁迫的适应性中起作用。由于 AO 家族有广泛的底物特异性, 因此可以推测, AO 可能参与植物激素合成以外的其他代谢活动, 解毒作用和对病原物反应极有可能是 AO 的功能之一^[20]。

1.2.4 亚硫酸盐氧化酶(sulfite oxidase, SO) SO 亚硫酸盐氧化酶是否在植物体中存在, 很长时间以来一直有争议。直到最近才证实 SO 是植物体中第 4 种钼酶, 并确定它存在于过氧化酶体中, 是一种分子量为 90 kD 二聚体, 是迄今为止植物中发现的分子量最小的钼酶。它催化 $S O_3^{2-} + O_2 \rightarrow H_2O + H_2SO_4$ 反应, 能以细胞色素、铁氧化物或染料代替钼催化亚硫酸的氧化^[21]。从钼辅因子结构域的序列看, 不同来源的拟南芥 SO 和 NR 在序列上有相当大的同源性, 说明这些酶来自一个共同的家族。在哺乳动物的 SO 中, 其 N 端不仅有钼辅因子亚基, 还有血红素。动物的 SO 存在于线粒体的片层间, 将电子从亚硫酸盐传递给血红素, 再传递到电子受体细胞色素 c; 植物的 SO 很可能需要一个与血红素相似电子受体蛋白, 考虑到植物中 SO 存在于过氧化酶体中, 因此细胞色素 b 也极有可能充当 SO 的电子受体的功能。由于叶绿体中没有发现 SO, 因此可以推测, SO 与叶绿体中 S 的同化吸收无关。但植物 SO 可能有减轻亚硫酸盐毒害作用的功能, 如过氧化酶体中的过氧化氢酶可受到低浓度亚硫酸盐的抑制^[22,23]。SO 在植物体内的真正作用是什么, 它为何存在于过氧化酶体中等一系列问题, 有待进一步研究与验证。

2 钼与植物氮、碳及其它元素代谢的关系

2.1 钼与氮代谢的关系 施钼能促进豆科作物和非豆科作物的氮代谢, 提高氮肥利用效率: 大豆施钼, 固氮酶、谷氨酰胺合成酶和天门冬酰胺合成酶活性均增加^[24]; 在 pH 4.5 的土壤中施钼能阻止冷冻引起的 NADH:NR 活性下降^[25]。经过 NH₄⁺ 诱导 1 d 后, 黑麦草茎秆和根中的钼辅因子总量和有效钼辅因子均增加; 在 NH₄⁺-N 中生长的植株比 NO₃⁻-N 中生长的植株中酰脲、钼辅因子羟化酶(XDH 和 AO) 含量高; 随着 NH₄⁺ 浓度增加, XDH、AO、

尿囊酸和尿囊素含量均增加^[26]。冬小麦缺钼影响其籽粒中蛋白质组分, 醇溶蛋白、谷蛋白和球蛋白含量降低而清蛋白含量增加^[27]。施用钼肥可以增加鹰嘴豆(chickpea)的根瘤数、蛋白质含量和产量, 土壤中直接施用钼肥和用钼肥拌种均可增加土壤中有效氮的含量^[28]。深入研究钼如何通过钼酶调控植物氮代谢过程进而提高氮肥利用率的机制是十分有意义的。

2.2 钼与碳代谢的关系 缺钼冬小麦的叶绿素含量下降, 从叶片向生殖器官运输的光合产物少, 由于碳水化合物代谢失调, 最终引起冬小麦籽粒中淀粉和糖类含量下降。玉米缺钼花粉粒中淀粉含量下降, 缺钼小麦花器官中淀粉含量更低, 这说明在低钼情况下生殖器官发育过程中碳水化合物利用受阻^[29~31]。¹⁴C同位素示踪的结果说明, 缺钼冬小麦¹⁴CO₂同化力下降, 施钼植株的淀粉¹⁴C分配率较低, 而可溶性总糖的分配率较高, 缺钼植株则相反; 在同化产物分配上, 缺钼时, 植株心叶到一叶中¹⁴C总活度比施钼的植株低, 说明施钼可促进碳同化产物向生长中心分配。在砂培条件下, 钼含量过低(<0.02 mg·L⁻¹)和过高(>0.2 mg·L⁻¹)都会引起鹰嘴豆的生物量和产量下降, 这可能是光合作用过程或碳水化合物代谢受阻引起的^[32]。植物钼营养如何调控、影响与碳代谢相关的生理过程尚不清楚。

2.3 钼与其它元素的关系 磷、钼元素间存在着协同作用, 磷能促进植物对钼的吸收和积累, 钼也能促进植物对磷的吸收。磷对植物吸收钼的促进作用仅发生在施氮条件下(无论是铵态氮, 还是硝态氮), 这说明磷钼酸离子的吸收和运输似乎需要高量氮的存在^[33]。钼可抑制种子发芽, 施磷促进种子发芽, 两者间呈显著的负相关。钼和磷都能增加小麦幼苗的干物质重, 且交互作用明显。同一钼水平下增加磷的施用量可增加小麦幼苗的干物质重, 相同磷水平下增加钼也能增加幼苗的干物质重和活力; 施用钼肥的小麦籽粒中 α -淀粉酶活性下降, 但施用磷肥对其没有影响^[34]。在足够的钼水平下, 施钾可促进花生对钼的吸收; 而低钼促进钾吸收, 高钼吸钾量下降。施用钾肥可增加茄子叶片、叶柄和果实中的NO₃⁻和Mo含量^[35]。钼和钨是同系物, 钨能替代钼形成钨辅因子, 但

没有生物活性, 人们常用此来研究钼酶的生理生化功能。总之, 适宜的钼营养有利于植物吸收利用各种养分元素, 但钼与主要营养元素的适宜比例仍需进一步确证。

3 钼与激素合成及植物抗性的关系

钼通过钼酶调控激素(ABA和IAA)合成, 进而影响植株的抗性。*LOS5/ABA3*基因编码一种钼辅因子(MoCo)磺化酶, 它催化磺化钼辅因子的产生, 而磺化钼辅因子是植物ABA合成的最后一步中A0所必需的^[36]。*LOS5/ABA3*基因在植物的不同部位表达, 其表达水平影响ABA的含量。另外, 拟南芥*LOS5/ABA3*基因调控ABA合成和胁迫应答基因, 因此*LOS5*突变体的抗寒力、抗旱力和对盐胁迫的抵抗力受损, 和另外一种ABA缺失突变体*aba1*相比, *LOS5*突变体对低温应答基因的调控更具有专一性^[36]。由于A0和XDH合成都需要一个钼辅因子磺化过程, 番茄ABA突变体*flacca*由于缺失MoCo磺化酶以致茎秆中A0和XDH活性丧失。番茄突变体*flacca*叶片呈枯萎状是由于叶片中ABA含量低, 气孔闭合失控、水分蒸发过量而形成的^[37]。钼能提高冬小麦的抗寒性。施钼的小麦在低温胁迫后, 其光化学和光合能力增加, 氮代谢加强, 叶和干种子中钼辅因子增加^[38]。施用钼肥能提高低温期间冬小麦的ABA、可溶性糖、游离氨基酸、游离脯氨酸和可溶性蛋白质等低分子量碳氮化合物含量, 施钼显著提高质膜中磷脂含量和脂肪酸的不饱和度, 降低叶片中丙二醛(MDA)含量和细胞渗透率, 维持和保护细胞及其生物膜结构的稳定性, 因而冬小麦的抗寒力显著提高^[31, 39]。

4 植物钼营养的基因型差异

不同作物对钼的需要量和吸收能力不同, 以致植株中含钼量不同。一般豆科作物的钼需要量比非豆科作物高2~3倍。同一作物不同基因型品种的钼营养也存在明显差异。施钼可提高结瘤大豆产量15.7%, 而不结瘤大豆无增产效应^[40]。目前, 在烟草、大麦、番茄和水稻中均发现MoCo突变体植株, MoCo缺失突变体通常丧失NR、A0、XDH和S0酶活性^[2]。Yu等^[41, 42]从34个冬小麦品种中筛选出钼高效品种和钼低效品种各1个。在缺钼条件下, 前者能获得90%以上的产

量, 而后者获得的产量少于 50%; 在低钼条件下, 前者中钼的累积量显著高于后者, 前者茎秆和叶中的钼向繁殖器官(如颖壳和种子)分配的量多。显示冬小麦钼高效品种和低效品种的钼吸收和利用效率是有差异的。这样, 不同植物钼辅因子缺失突变体的发现和不同钼效率农作物品种(系)的筛选, 就为植物钼营养的分子生物学研究从方法和手段上提供了基础。

5 展望

近年来, 钼酶和钼辅因子方面的研究取得了较快的进展。随着钼辅因子合成过程和钼酶结构与功能研究的深入, 将有更多与钼酶和钼辅因子合成相关的基因会定位或克隆。钼辅因子合成过程中到底有哪些酶和蛋白质参与, 它们各自的结构与功能是什么; 钼辅因子如何插入钼酶, 细胞内钼辅因子的合成受什么因素调控等一系列问题正受到研究者的关注。钼如何通过含钼酶来调控各种代谢过程进而实现其在植物体内的生理功能也有待进一步研究。目前, 植物中有关 NR 的研究较多, 但有关 AO、XDH 和 SO 的研究报道较少, 所以这方面的研究工作尚待加强。结合对钼酶研究结果, 应用基因芯片技术、双向电泳技术和质谱技术等从基因表达水平、蛋白组水平上研究钼及钼酶与植株氮、碳、硫、激素等代谢的关系, 更可以揭示钼与植物的抗性及其衰老过程的关系。在深入研究钼营养生理功能与分子机制的基础上, 根据钼营养基因型的差异, 筛选分离钼高效基因型并应用分子改良等手段实现农作物高钼效率和高产优质的结合, 以减轻由于施用钼肥带来的资源与环境压力, 无疑是有意义的。

参考文献

- Mendel RR, Hansch R. Molybdoenzymes and molybdenum cofactor in plants. *J Exp Bot*, 2002, 53(375): 1689~1698
- Barlaan EA, Sato H, Mushika J et al. Molecular mapping of the *cnx2* locus involved in molybdenum cofactor biosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2001, 102(4): 540~544
- Gabard J, Pelsy F, Marion-Poll A et al. Genetic analysis of nitrate reductase deficient mutants of *Nicotiana glauca*: Evidence for six complementation groups among 70 classified molybdenum cofactor deficient mutants. *Mol Gen Genet*, 1988, 213(2/3): 206~213
- Mendel RR. Molybdenum cofactor of higher plants: biosynthesis and molecular biology. *Planta*, 1997, 203(4): 399~405
- Schwarz G, Schulze J, Bittner F et al. The molybdenum cofactor biosynthetic protein Cnx1 complements molybdate-repairable mutants, transfers molybdenum to the metal binding pterin, and is associated with the cytoskeleton. *Plant Cell*, 2000, 12(12): 2455~2471
- Stoimenova M, Hansch R, Mendel RR et al. The role of nitrate reduction in the anoxic metabolism of roots. I. Characterization of root morphology and normoxic metabolism of wild type tobacco and a transformant lacking root nitrate reductase. *Plant Soil*, 2003, 253(1): 145~153
- Forde BG. The role of long-distance signalling in plant responses to nitrate and other nutrients. *J Exp Bot*, 2002, 53(366): 39~43
- Hansch R, Fessel DG, Witt C et al. Tobacco plants that lack expression of functional nitrate reductase in roots show changes in growth rates and metabolite accumulation. *J Exp Bot*, 2001, 52(359): 1251~1258
- Hesberg C, Hansch R, Mendel RR et al. Tandem orientation of duplicated xanthine dehydrogenase genes from *Arabidopsis thaliana*: Differential gene expression and enzyme activities. *J Biol Chem*, 2004, 279(14): 13547~13554
- Aguey-Zinsou KF, Bernhardt PV, Leimkuhler S. Protein film voltammetry of *Rhodobacter capsulatus* xanthine dehydrogenase. *J Am Chem Soc*, 2003, 125(50): 15352~15358
- Akaba S, Leydecker MT, Moureaux T et al. Aldehyde oxidase in wild type and *aba1* mutant leaves of *Nicotiana glauca*. *Plant Cell Physiol*, 1998, 39(12): 1281~1286
- Leydecker MT, Moureaux T, Kraepiel Y et al. Molybdenum cofactor mutants, specifically impaired in xanthine dehydrogenase activity and abscisic acid biosynthesis, simultaneously overexpress nitrate reductase. *Plant Physiol*, 1995, 107(4): 1427~1431
- Taylor NJ, Cowan AK. Xanthine dehydrogenase and aldehyde oxidase impact plant hormone homeostasis and affect fruit size in 'Hass' avocado. *J Plant Res*, 2004, 117(2): 121~130
- Budhiraja R, Kayyali US, Karamsetty M et al. Estrogen modulates xanthine dehydrogenase/xanthine oxidase activity by a receptor-independent mechanism. *Antioxid Redox Signal*, 2003, 5(6): 705~711
- Datta DB, Triplett EW, Newcomb EH. Localization of xanthine dehydrogenase in cowpea root nodules: implications for the interaction between cellular compartments during ureide biogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88(11): 4700~4702

- 16 Sekimoto H, Seo M, Dohmae N et al. Cloning and molecular characterization of plant aldehyde oxidase. *J Biol Chem*, 1997, 272(24): 15280~15285
- 17 Ori N, Eshed Y, Pinto P et al. TA01, a representative of the molybdenum cofactor containing hydroxylases from tomato. *J Biol Chem*, 1997, 272(2): 1019~1025
- 18 Sekimoto H, Seo M, Kawakami N et al. Molecular cloning and characterization of aldehyde oxidases in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 1998, 39(4): 433~442
- 19 Seo M, Koshiha T. Complex regulation of ABA biosynthesis in plants. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(1): 41~48
- 20 Milborrow BV. The pathway of biosynthesis of abscisic acid in vascular plants: A review of the present state of knowledge of ABA biosynthesis. *J Exp Bot*, 2001, 52(359): 1145~1164
- 21 Eilers T, Schwarz G, Brinkmann H et al. Identification and biochemical characterization of *Arabidopsis thaliana* sulfite oxidase: A new player in plant sulfur metabolism. *J Biol Chem*, 2001, 276(50): 46989~46994
- 22 Veljovic-Jovanovic S, Milovanovic L, Oniki T et al. Inhibition of catalase by sulfite and oxidation of sulfite by H₂O₂ cooperating with ascorbic acid. *Free Radic Res*, 1999, 31(Suppl): S51~S57
- 23 Lopez-Huertas E, Corpas FJ, Sandalio LM et al. Characterization of membrane polypeptides from pea leaf peroxisomes involved in superoxide radical generation. *Biochem J*, 1999, 337(3): 531~536
- 24 O'Connor GA, Granato TC, Basta NT. Bioavailability of biosolids molybdenum to soybean grain. *J Environ Qual*, 2001, 30(5): 1653~1658
- 25 Yaneva IA, Baydanova VD, Vunkova-Radeva RV. Nitrate reductase activation state in leaves of molybdenum-deficient winter wheat. *J Plant Physiol*, 2000, 157(5): 495~501
- 26 Sagi M, Lips HS. The levels of nitrate reductase and MoCo in annual ryegrass as affected by nitrate and ammonium nutrition. *Plant Sci*, 1998, 135(1): 17~24
- 27 Chatterjee C, Nautiyal N. Molybdenum stress affects viability and vigor of wheat seeds. *J Plant Nut*, 2001, 24(9): 1377~1386
- 28 Deo C, Kothari ML. Effect of modes and levels of molybdenum application on grain yield protein content and nodulation of chickpea grown on loamy sand soil. *Comm Soil Sci*, 2002, 33(15/18): 2905~2915
- 29 Agarwala SC, Chatterjee C, Sharma PN et al. Pollen development in maize plants subjected to molybdenum deficiency. *Can J Bot*, 1979, 57(18): 1946~1950
- 30 Barabas NK, Omarov RT, Erdei L et al. Distribution of the Mo-enzymes aldehyde oxidase, xanthine dehydrogenase and nitrate reductase in maize (*Zea mays* L.) nodal roots as affected by nitrogen and salinity. *Plant Sci*, 2000, 155(1): 49~58
- 31 Li W, Wang Z, Mi G et al. Molybdenum deficiency in winter wheat seedlings as enhanced by freezing temperature. *J Plant Nut*, 2001, 24(8): 1195~1203
- 32 Nautiyal N, Chatterjee C. Molybdenum stress-induced changes in growth and yield of chickpea. *J Plant Nut*, 2004, 27(1): 173~181
- 33 Zhu YG, Smith SE. Seed phosphorus (P) content affects growth, and P uptake of wheat plants and their association with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi. *Plant Soil*, 2001, 231(1): 105~112
- 34 Modi AT. Wheat seed quality in response to molybdenum and phosphorus. *J Plant Nut*, 2002, 25(11): 2409~2419
- 35 Villora G, Moreno DA, Romero L. Potassium supply influences molybdenum, nitrate, and nitrate reductase activity in eggplant. *J Plant Nut*, 2003, 26(3): 659~669
- 36 Xiong L, Ishitani M, Lee H et al. The *Arabidopsis* LOS5/ABA3 locus encodes a molybdenum cofactor sulfurase and modulates cold stress- and osmotic stress-responsive gene expression. *Plant Cell*, 2001, 13(9): 2063~2083
- 37 Sagi M, Scazzocchio C, Fluhr R. The absence of molybdenum cofactor sulfuration is the primary cause of the flacca phenotype in tomato plants. *Plant J Cell Mol Biol*, 2002, 31(3): 305~317
- 38 Yaneva IA, Hoffmann GW, Tischner R. Nitrate reductase from winter wheat leaves is activated at low temperature via protein dephosphorylation. *Physiol Plant*, 2002, 114(1): 65~72
- 39 Hu CX, Wang YH, Wei WX. Effect of molybdenum applications on concentrations of free amino acids in winter wheat at different growth stages. *J Plant Nut*, 2002, 25(7): 1487~1499
- 40 O'Connor GA, Granato TC, Basta NT. Bioavailability of biosolids molybdenum to soybean grain. *J Environ Qual*, 2001, 30(5): 1653~1658
- 41 Yu M, Hu CX, Wang YH. Influences of seed molybdenum and molybdenum application on nitrate reductase activity, shoot dry matter, and grain yields of winter wheat cultivars. *J Plant Nut*, 1999, 22(9): 1443~1441
- 42 Yu M, Hu CX, Wang YH. Molybdenum efficiency in winter wheat cultivars as related to molybdenum uptake and distribution. *Plant Soil*, 2002, 245(2): 287~293