

· 研究报告 ·

## 低磷胁迫下大麦叶片磷素利用特征

刘涛, 陈海英, 余海英, 李廷轩, 高尚卿, 陈光登\*

四川农业大学资源学院, 成都 611130

**摘要** 以大麦(*Hordeum vulgare*)磷高效基因型(DH110和DH147)和低效基因型(DH49)为材料, 采用盆栽实验研究大麦在极低磷(25 mg·kg<sup>-1</sup>土)、低磷(50 mg·kg<sup>-1</sup>土)和正常磷(75 mg·kg<sup>-1</sup>土)处理下叶片的磷组分和酸性磷酸酶活性特征。结果表明, 低磷胁迫显著降低大麦叶片的无机磷含量, 但对难溶态磷含量影响较小。高效基因型上部叶核酸态磷含量显著高于低效基因型, 而下部叶则显著低于低效基因型, 是低效基因型的18.4%–91.4%。大麦下部叶酯磷含量和分配比例表现为高效基因型低于低效基因型, 而上部叶仅在低效基因型中显著低于高效基因型。核酸态磷和酯磷在高效基因型叶片中的含量分配表明其上部叶的磷素营养状况较优, 而下部叶易溶性有机磷的分解转化作用更强。低磷和极低磷胁迫下, 下部叶酸性磷酸酶的活性显著增加, 且高效基因型显著高于低效基因型, 分别为低效基因型的1.29–1.41倍。磷高效基因型大麦通过提高下部叶酸性磷酸酶活性加强酯磷和核酸态磷的分解, 转化为无机磷, 增加可移动性磷源的含量和比例, 以提高生育后期大麦的磷素再利用能力。

**关键词** 磷高效利用, 叶片磷组分, 酸性磷酸酶, 磷再利用

刘涛, 陈海英, 余海英, 李廷轩, 高尚卿, 陈光登 (2016). 低磷胁迫下大麦叶片磷素利用特征. 植物学报 51, 504–514.

土壤磷素由于生物有效性低而难以被作物吸收利用, 严重影响和制约了作物产量且造成了磷矿资源的严重浪费(Tian et al., 2012a)。如何提高作物磷素利用效率, 达到磷肥的减施增效已成为当前的重要课题。植物体内的磷利用受一系列生理、结构和生长发育特性的共同影响(Huang et al., 2011), 决定了植物组织水平上磷的利用效率。低磷胁迫下, 植物可通过降低体内磷含量和衰老器官中磷的活化再利用来提高植物磷的利用效率(张海伟等, 2010)。植物脱离种子营养阶段后, 生长发育所需磷素依赖于根系的吸收(赵华等, 2006)。随着生育期的推进, 土壤中的有效磷减少、根系活力不断下降, 根系吸收的磷素也随之降低; 此时衰老营养组织中的磷含量不断降低, 这些组织中再活化的磷成为满足植物生长中心发育的主要磷源(Rose et al., 2008, 2010, 2011)。

磷在植物细胞中可分为无机磷、磷酸酯类、磷脂、核酸态磷和蛋白质磷(Lambers et al., 2011; Veneklaas et al., 2012), 其中磷酸酯主要包括ATP和糖磷酸盐, 它和部分无机磷是植物细胞代谢活跃的磷, 属

易溶解的磷; 磷脂和蛋白态磷主要为胞膜的结构物质, 是组织细胞的结构态磷, 属难溶性磷(Hidaka and Kitayama, 2011; Kedrowski, 2013)。不同磷组分在结构和功能上存在较大差异, 并与植物生长、繁殖和抗逆性等密切相关(Close and Beadle, 2004)。低磷胁迫下, 植物可调节不同磷组分的含量和分配比例来提高磷在植物体内的利用效率(石磊等, 2008)。Wieneke (1990)研究表明, 高粱(*Sorghum bicolor*)磷高效品种可降低不溶性磷和难溶性磷组分的含量, 提高可溶性无机磷的比例, 以加强磷在植株中的移动性。组织细胞中酯磷的分解是植物进行能量和物质代谢的重要过程, 胞内酸性磷酸酶能水解植物体内的酯磷化合物, 它的活性被诱导增强, 可加快磷的代谢速率、弥补磷素缺乏, 进而促进磷在植物体内的再利用(Tabaldi et al., 2007; Bargaz et al., 2012; 王丽等, 2014)。

大麦(*Hordeum vulgare*)是重要的谷类作物之一, 种植区遍布世界各地, 种植面积约 $5.6 \times 10^5$  km<sup>2</sup>, 总产量约 $1.2 \times 10^{11}$  kg, 在世界作物产量中排名第5位

收稿日期: 2016-02-18; 接受日期: 2016-05-03

基金项目: 国家自然科学基金(No.31401377)、四川省科技支撑计划(No.2014NZ0008)和四川省教育厅重点项目(No.14ZA0002, No.14ZA0010)

\* 通讯作者。E-mail: gdchen@sicau.edu.cn

(Feuillet and Muehlbauer, 2009)。我国的大麦种植面积约为 $1.6 \times 10^4$  km<sup>2</sup>, 广泛应用于饲料及食品工业, 是酿造啤酒的主要原料(FAO, <http://www.fao.org>)。低磷胁迫下如何提高作物的磷利用效率一直是国内外的研究热点之一, 有关植物体内酸性磷酸酶的变化已有报道(George et al., 2008; 刘渊等, 2012; 吴沂珀等, 2013), 但从叶片磷形态组分的角度探讨大麦磷高效利用的研究还报道较少。因此, 本研究以前期筛选出的磷高效基因型(DH110和DH147)和低效基因型大麦(DH49)为实验材料, 通过分析低磷胁迫下叶片磷组分、酸性磷酸酶活性特征及其与植物磷利用效率的关系, 以期揭示大麦磷高效利用的生理机制, 为改良大麦的磷利用效率奠定理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

供试大麦(*Hordeum vulgare* L.)为实验室前期筛选出的2份典型磷高效基因型材料(DH110和DH147)和1份磷低效基因型材料(DH49) (易雪梅, 2012; 陈海英等, 2015), 均由四川农业大学小麦(*Triticum aestivum*)研究所提供。

供试土壤为灰色冲积物上发育的潮土, 采自都江堰市蒲阳镇双柏村。土壤基本理化性质为pH7.04, 有机质 14.1 g·kg<sup>-1</sup>, 全氮 0.35 g·kg<sup>-1</sup>, 碱解氮 33.2 mg·kg<sup>-1</sup>, 有效磷 3.8 mg·kg<sup>-1</sup>, 速效钾 19.8 mg·kg<sup>-1</sup>, Ca<sub>2</sub>-P 3.13 mg·kg<sup>-1</sup>, Ca<sub>8</sub>-P 4.39 mg·kg<sup>-1</sup>, Ca<sub>10</sub>-P 114.76 mg·kg<sup>-1</sup>, Al-P 25.76 mg·kg<sup>-1</sup>, Fe-P 112.37 mg·kg<sup>-1</sup>, O-P 163.03 mg·kg<sup>-1</sup>。

供试肥料为尿素(含N 46%)、磷酸二氢钾(含P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 52%, K<sub>2</sub>O 34%)和硫酸钾(含K<sub>2</sub>O 54%), 均为分析纯。

### 1.2 实验设计与处理

采用土培盆栽进行实验, 设置3个磷处理: 25 mg·kg<sup>-1</sup>土(P25)、50 mg·kg<sup>-1</sup>土(P50)和75 mg·kg<sup>-1</sup>土(P75), 均以P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>表示, 按每千克土施入150 mg N, 150 mg K<sub>2</sub>O。每个处理重复12次。将土壤风干磨碎过筛后混匀, 装入10 L塑料黑桶中, 每桶装10 kg土(干土)。播种前1周将CO(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>、KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>和K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (均为分析纯)

分别以水溶液的形式混入土壤。种子经多菌灵消毒后, 于2014年11月21日播种在根袋内, 每桶播8粒种子, 待大麦长到3叶期时, 每桶定苗6株。大麦生长期进行定期定量灌水和病虫害防治, 以保持土壤水分含量适宜和植株正常生长。

分别在孕穗期和抽穗期取样, 每个处理分别选取3桶植株采集干样和鲜样, 干样按照植株不同部位分开, 先用自来水洗净后再用去离子水润洗, 装入纸袋中置于105°C下杀青30分钟, 于75°C烘箱烘至恒重后称量, 粉碎后用于磷含量的测定。叶片鲜样采集时分上部叶(顶3叶)和下部叶(剩余叶片)分开取样, 用自来水洗净后再用去离子水润洗, 在液氮中冰冻后保存于-75°C冰箱, 用于磷组分和酸性磷酸酶活性的测定。

### 1.3 测定项目及方法

采用H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消化-钼锑抗比色法测定植株样品磷浓度(鲁如坤, 2000)。采用对硝基苯磷酸二钠法测定植株叶片酸性磷酸酶活性(郭程瑾等, 2006)。鲜叶用蒸馏水洗净吸干后, 用直径为0.6 cm的打孔器取6个叶饼立即放入含5 mL 50 mmol·L<sup>-1</sup>的醋酸-醋酸钠缓冲溶液(pH5.8)和5 mL 5 mmol·L<sup>-1</sup>的对硝基苯磷酸二钠(P-NPP)中。在30°C恒温培养箱中保持30分钟, 加入1 mL 1 mol·L<sup>-1</sup>的NaOH溶液终止反应, 405 nm下比色。同时做空白对照, 即在加入叶片前加入1 mL 1 mol·L<sup>-1</sup> NaOH溶液, 后续步骤保持一致。

大麦叶片磷组分含量测定参考Close-Beadle法改良而成, 以三氯乙酸(TCA)浸提, 钼锑抗比色法测定(郭程瑾等, 2006), 具体测定流程见图1。称取适量叶片鲜样(精确到0.000 1 g), 液氮中捣碎研磨后置于50 mL离心管中, 加入25 mL 0.3 mol·L<sup>-1</sup> TCA, 4°C下保温1小时, 每隔10分钟摇晃1次, 高速冷冻离心15分钟, 收集上清液。上清液为无机磷(Pi)和酯磷(ester P), 使用钼锑抗比色法测定上清液中的无机磷含量, 同时通过H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消化、钼锑抗显色法测定上清液中无机磷和酯磷的总含量, 利用差减法得到酯磷含量。在沉淀物中加入25 mL 0.15 mol·L<sup>-1</sup> TCA, 90-95°C下保温1小时, 每隔10分钟摇晃1次, 离心15分钟, 将难溶态磷(insoluble P)沉淀下来, 同时收集上清液, 上清液中为核酸态磷(nucleic P), 沉淀物中

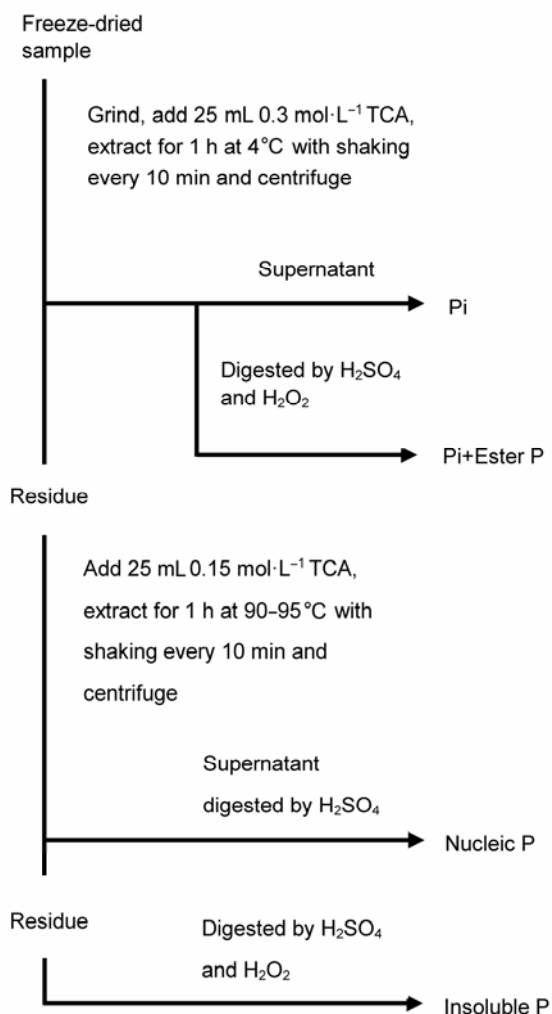


图1 大麦叶片磷组分含量测定流程

Figure 1 Determination of phosphorus sequential fractions in barley leaves

为难溶态磷。最后将分离出的两种磷组分(核酸态磷和难溶态磷)用H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消化、钼锑抗显色法测定磷含量。为确保各磷组分提取完全,以上提取步骤均重复4次,最后统一测定磷含量。

#### 1.4 数据处理

磷利用效率用磷素干物质生产效率表征,即以单位植株磷素生产的干物质质量表示(Parentoni and Souza Júnior, 2008; Huang et al., 2011)。采用Excel 2010和DPS 11.5软件进行数据处理及相关统计分析,用Origin 8.0软件绘图。

## 2 结果与讨论

### 2.1 不同施磷水平下大麦叶片的磷组分特征

#### 2.1.1 无机磷含量

大麦上部叶和下部叶无机磷含量随施磷水平和生育期的变化存在显著的基因型差异。随着施磷量的增加,大麦上部叶和下部叶无机磷含量呈增加趋势。正常磷水平(P75)下,大麦叶片无机磷含量显著高于低磷(P50)和极低磷(P25)处理,并且上部叶无机磷含量高于下部叶(表1)。孕穗期各施磷水平下,高效基因型DH110和DH147的上部叶无机磷含量显著高于低效基因型DH49,分别为低效基因型的1.36和1.33倍(P25)、1.23和1.22倍(P50)、1.16和1.14倍(P75);下部叶则表现出相反的趋势。在正常和低磷水平下,低效基因型下部叶无机磷含量显著高于高效基因型,分别为高效基因型的1.13和1.16倍(P75)、1.10和1.16倍(P50);极低磷水平处理下则差异不显著。各施磷水平下,抽穗期大麦上部叶和下部叶无机磷含量在不同基因型间的差异程度降低,上部叶仅高效基因型DH110在低磷水平下显著高于低效基因型,正常和极低磷水平下均无显著的基因型差异;下部叶在正常磷水平时高效基因型显著低于低效基因型,在极低磷水平下无显著的基因型差异。

#### 2.1.2 酯磷含量

随着磷胁迫程度的增加,高效基因型上部叶能维持较高的酯磷含量,同时显著降低下部叶的酯磷含量。低磷胁迫下,磷高效基因型大麦生育后期可通过水解下部叶酯磷,使其参与磷素的再循环,以维持上部叶代谢活动对酯磷的需求。大麦上部叶酯磷含量受施磷水平的影响不显著,酯磷含量表现为上部叶>下部叶(表2)。与正常施磷水平(P75)对比,两生育期低磷(P50)和极低磷(P25)处理显著降低了高效基因型大麦DH110和DH147下部叶酯磷含量,孕穗期分别降低了41.9%和33.6%(P25)、27.9%和7.1%(P50);抽穗期分别下降了44.7%和39.3%(P25)、25.7%和30.0%(P50)。低效基因型在极低磷处理下酯磷含量显著降低,孕穗期和抽穗期分别下降了31.0%和14.3%。极低磷水平下,两生育期磷高效基因型大麦上部叶酯磷含量显著高于低效基因型;在低磷和极低磷水平下,两生育期下部叶酯磷含量均表现为低效基因型显著

**表1** 不同施磷水平下大麦叶片的无机磷含量变化**Table 1** Changes of Pi content in leaves of barley under different P conditions ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  FW)

Treatments	Genotypes	Booting stage		Heading stage	
		Upper leaves	Bottom leaves	Upper leaves	Bottom leaves
P25	DH110	0.165c <sup>a</sup>	0.042b <sup>a</sup>	0.105c <sup>a</sup>	0.030b <sup>a</sup>
	DH147	0.162c <sup>a</sup>	0.041ab <sup>a</sup>	0.111c <sup>a</sup>	0.029b <sup>a</sup>
	DH49	0.122c <sup>b</sup>	0.043c <sup>a</sup>	0.104c <sup>a</sup>	0.031b <sup>a</sup>
P50	DH110	0.176b <sup>a</sup>	0.043b <sup>b</sup>	0.170b <sup>a</sup>	0.029b <sup>b</sup>
	DH147	0.177b <sup>a</sup>	0.041b <sup>b</sup>	0.162b <sup>ab</sup>	0.031b <sup>ab</sup>
	DH49	0.144b <sup>b</sup>	0.048b <sup>a</sup>	0.151b <sup>b</sup>	0.034b <sup>a</sup>
P75	DH110	0.230a <sup>a</sup>	0.047a <sup>b</sup>	0.225a <sup>a</sup>	0.039a <sup>b</sup>
	DH147	0.227a <sup>a</sup>	0.046a <sup>b</sup>	0.226a <sup>a</sup>	0.036a <sup>b</sup>
	DH49	0.199a <sup>b</sup>	0.053a <sup>a</sup>	0.220a <sup>a</sup>	0.044a <sup>a</sup>

同列数值后的不同小写字母(非上标)表示同一基因型在不同施磷水平间差异显著( $P<0.05$ ); 不同上标小写字母表示在同一施磷水平不同基因型间差异显著( $P<0.05$ )。

Different letters behind the data indicate significant difference at  $P<0.05$  among different P conditions, while different superscript letters indicate significant difference at  $P<0.05$  between the two genotypes.

**表2** 不同施磷水平下大麦叶片酯磷含量的变化**Table 2** Changes of ester P content in leaves of barley under different P conditions ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  FW)

Treatments	Genotypes	Booting stage		Heading stage	
		Upper leaves	Bottom leaves	Upper leaves	Bottom leaves
P25	DH110	0.105a <sup>a</sup>	0.028b <sup>b</sup>	0.109a <sup>a</sup>	0.019c <sup>b</sup>
	DH147	0.102a <sup>a</sup>	0.030c <sup>b</sup>	0.110a <sup>a</sup>	0.021c <sup>b</sup>
	DH49	0.085b <sup>b</sup>	0.044b <sup>a</sup>	0.094a <sup>b</sup>	0.035c <sup>a</sup>
P50	DH110	0.102a <sup>a</sup>	0.035b <sup>b</sup>	0.105a <sup>a</sup>	0.028b <sup>b</sup>
	DH147	0.106a <sup>a</sup>	0.041b <sup>b</sup>	0.109a <sup>a</sup>	0.026b <sup>b</sup>
	DH49	0.093ab <sup>b</sup>	0.058a <sup>a</sup>	0.097a <sup>a</sup>	0.043b <sup>a</sup>
P75	DH110	0.104a <sup>a</sup>	0.049a <sup>b</sup>	0.108a <sup>ab</sup>	0.041a <sup>b</sup>
	DH147	0.103a <sup>a</sup>	0.045a <sup>b</sup>	0.113a <sup>a</sup>	0.041a <sup>b</sup>
	DH49	0.101a <sup>a</sup>	0.063a <sup>a</sup>	0.101a <sup>b</sup>	0.052a <sup>a</sup>

同列数值后不同小写字母(非上标)表示同一基因型在不同施磷水平间差异显著( $P<0.05$ ); 不同上标小写字母表示在同一施磷水平不同基因型间差异显著( $P<0.05$ )。

Different letters behind the data indicate significant difference at  $P<0.05$  among different P conditions, while different superscript letters indicate significant difference at  $P<0.05$  between the two genotypes.

高于高效基因型。

### 2.1.3 核酸态磷

核酸态磷是植物组织中最大的有机磷库, 大麦上部叶和下部叶核酸态磷含量占总有机磷的62.2%和53.6% (孕穗期)、63.9%和52.9% (抽穗期), 两生育期大麦核酸态磷含量表现为上部叶>下部叶。极低磷处理显著降低两生育期大麦上部叶和下部叶的核酸态磷含量, 且与正常水平相比, 高效基因型大麦DH110和DH147上部叶核酸态磷含量比低效基因型降幅较小,

下部叶相比则降幅更大(表3)。低磷和极低磷水平下, 孕穗期高效基因型大麦上部叶核酸态磷含量显著高于低效基因型, 分别是低效基因型的1.28和1.26倍(P25)、1.06和1.04倍(P50); 而下部叶核酸态磷含量表现为低效基因型显著高于高效基因型, 分别为高效基因型的1.21和1.09倍(P25)、1.11和1.23倍(P50); 抽穗期叶也表现出相同趋势。总之, 与孕穗期相比, 抽穗期上部叶核酸态磷含量有增加的趋势, 下部叶有下降的趋势。磷高效基因型大麦在低磷胁迫下维持上部叶核酸态磷含量, 满足上部叶在光合过程中所需蛋白质

**表3** 不同施磷水平下大麦叶片核酸态磷含量的变化**Table 3** Changes of nucleic P concentration in leaves of barley under different P conditions ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  FW)

Treatments	Genotypes	Booting stage		Heading stage	
		Upper leaves	Bottom leaves	Upper leaves	Bottom leaves
P25	DH110	0.236b <sup>a</sup>	0.074c <sup>b</sup>	0.252c <sup>b</sup>	0.062c <sup>b</sup>
	DH147	0.234b <sup>a</sup>	0.067b <sup>c</sup>	0.262b <sup>a</sup>	0.058c <sup>c</sup>
	DH49	0.185b <sup>b</sup>	0.081b <sup>a</sup>	0.220c <sup>c</sup>	0.074b <sup>a</sup>
P50	DH110	0.258a <sup>a</sup>	0.077b <sup>c</sup>	0.273ab <sup>a</sup>	0.082b <sup>b</sup>
	DH147	0.254a <sup>a</sup>	0.085b <sup>b</sup>	0.264b <sup>a</sup>	0.075b <sup>c</sup>
	DH49	0.243a <sup>b</sup>	0.095a <sup>a</sup>	0.246b <sup>b</sup>	0.094a <sup>a</sup>
P75	DH110	0.253a <sup>a</sup>	0.096a <sup>a</sup>	0.277a <sup>ab</sup>	0.088a <sup>b</sup>
	DH147	0.252a <sup>a</sup>	0.094a <sup>a</sup>	0.283a <sup>a</sup>	0.096a <sup>ab</sup>
	DH49	0.246a <sup>a</sup>	0.096a <sup>a</sup>	0.268a <sup>b</sup>	0.093a <sup>a</sup>

同列数值后不同小写字母(非上标)表示同一基因型在不同施磷水平间差异显著( $P<0.05$ ); 不同上标小写字母表示在同一施磷水平不同基因型间差异显著( $P<0.05$ )。

Different letters behind the data indicate significant difference at  $P<0.05$  among different P conditions, while different superscript letters indicate significant difference at  $P<0.05$  between the two genotypes.

**表4** 不同施磷水平下大麦叶片难溶性磷含量的变化**Table 4** Changes of insoluble P concentration in leaves of barley under different P conditions ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  FW)

Treatments	Genotypes	Booting stage		Heading stage	
		Upper leaves	Bottom leaves	Upper leaves	Bottom leaves
P25	DH110	0.044a <sup>a</sup>	0.031a <sup>a</sup>	0.043a <sup>a</sup>	0.032a <sup>a</sup>
	DH147	0.046a <sup>a</sup>	0.030a <sup>a</sup>	0.042a <sup>a</sup>	0.029a <sup>a</sup>
	DH49	0.037b <sup>b</sup>	0.031a <sup>a</sup>	0.035b <sup>b</sup>	0.030a <sup>a</sup>
P50	DH110	0.046a <sup>a</sup>	0.030a <sup>a</sup>	0.043a <sup>a</sup>	0.030a <sup>a</sup>
	DH147	0.045a <sup>a</sup>	0.030a <sup>a</sup>	0.043a <sup>a</sup>	0.028a <sup>a</sup>
	DH49	0.042a <sup>a</sup>	0.031a <sup>a</sup>	0.041a <sup>a</sup>	0.030a <sup>a</sup>
P75	DH110	0.047a <sup>a</sup>	0.029a <sup>a</sup>	0.043a <sup>a</sup>	0.027a <sup>b</sup>
	DH147	0.046a <sup>a</sup>	0.031a <sup>a</sup>	0.042a <sup>a</sup>	0.028a <sup>ab</sup>
	DH49	0.044a <sup>a</sup>	0.029a <sup>a</sup>	0.042a <sup>a</sup>	0.030a <sup>a</sup>

同列数值后不同小写字母(非上标)表示同一基因型在不同施磷水平间差异显著( $P<0.05$ ); 不同上标小写字母表示在同一施磷水平不同基因型间差异显著( $P<0.05$ )。

Different letters behind the data indicate significant difference at  $P<0.05$  among different P conditions, while different superscript letters indicate significant difference at  $P<0.05$  between the two genotypes.

合成的核酸物质, 并促进下部叶多余核酸的降解。

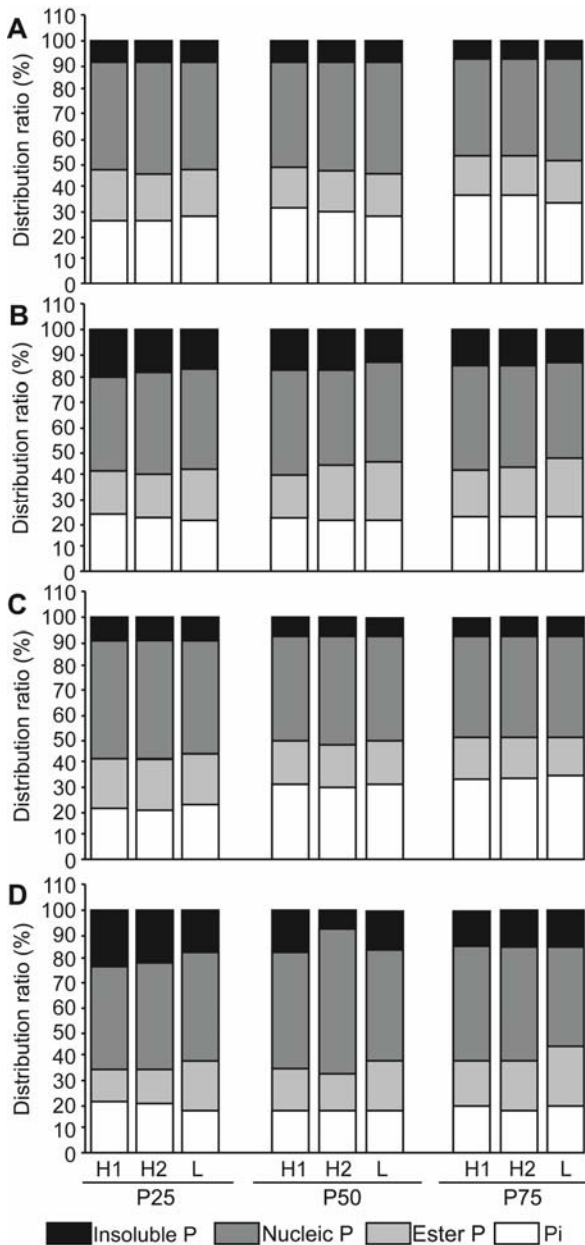
磷含量仅高效基因型DH147显著降低, 但与低效基因型无显著差异。

#### 2.1.4 难溶性磷

难溶性磷是植物体内较为稳定的磷素形态, 受外界供磷水平、基因型差异和器官部位的影响均较小。两生育期大麦上部叶和下部叶中的难溶性磷含量在各施磷水平间差异不明显; 且与其它磷组分相比, 上部叶和下部叶的差异也最小(表4)。极低磷水平下(P25), 两生育期大麦低效基因型DH49上部叶难溶性磷含量有所降低, 并与高效基因型差异显著; 下部叶难溶性

#### 2.2 不同施磷水平下大麦叶片磷组分的分配特征

不同生育期或者同一生育期不同磷效率基因型叶片磷组分的分配存在一定的差异, 并且施磷水平的不同也影响大麦叶片磷组分的分配比例(图2A–D)。孕穗期和抽穗期上部叶磷组分分配比例为核酸态磷>无机磷>酯磷>难溶性磷。随着磷胁迫程度的增加, 孕穗期大麦无机磷分配比例降低; 核酸态磷和酯磷所占比例增



**图2** 不同施磷水平下大麦孕穗期上部叶(A)、下部叶(B)和抽穗期上部叶(C)、下部叶(D)的磷组分分配差异

H1、H2和L分别表示大麦磷高效基因型DH110、DH147和大麦磷低效基因型DH49。

**Figure 2** The differences in distribution of P fractions in upper (A, C) and bottom (B, D) leaves of barley under different P conditions at booting (A, B) and heading (C, D) stages

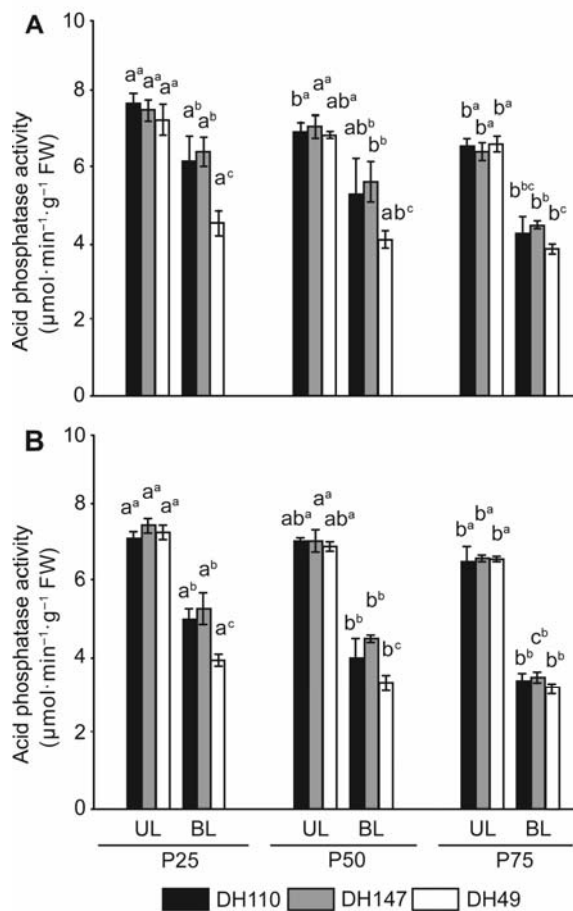
H1, H2 and L represent P efficient barley genotypes DH110, DH147 and P inefficient barley genotype DH49, respectively.

加; 难溶性磷略微上升。抽穗期无机磷、核酸态磷和酯磷分配比例随施磷水平的变化趋势与孕穗期相似,

而且变化幅度更为明显。低磷胁迫下, 大麦可更大程度地利用上部叶存储形态的无机磷, 参与到叶片光合等代谢活动中, 以缓解磷素的不足。正常和低磷水平下, 孕穗期高效基因型大麦上部叶无机磷分配比例大于低效基因型; 核酸态磷分配比例小于低效基因型, 该现象在抽穗期表现则不明显(图2A, C)。极低磷水平下, 两生育期高效基因型大麦上部叶核酸态磷和酯磷分配比例略大于低效基因型, 无机磷分配比例小于低效基因型(图2A, C)。极低磷水平下, 磷高效基因型对储存形式的无机磷的利用能力更强。同时, 不同施磷水平下, 大麦下部叶磷组分分配比例大小存在显著的基因型差异。随着磷胁迫程度的增加, 孕穗期大麦下部叶无机磷和难溶性磷的分配比例增加, 酯磷的分配比例下降(图2B)。抽穗期高效基因型大麦下部叶无机磷、难溶性磷和酯磷分配比例随施磷水平的变化趋势与孕穗期保持一致; 低效基因型酯磷分配比例在不同施磷水平下差异不明显(图2D)。低磷和极低磷水平下, 高效基因型大麦两生育期下部叶无机磷和难溶性磷的分配比例大于低效基因型, 而酯磷分配比例则小于低效基因型(图2B, D)。不同施磷水平下, 下部叶核酸态磷分配比例的变化较为复杂。低磷胁迫下, 磷高效基因型大麦下部叶易溶性酯磷分解转化, 难溶性磷不易分解, 导致它的分配比例增加。

### 2.3 不同施磷水平下大麦叶片酸性磷酸酶活性特征

不同施磷水平下, 孕穗期两基因型大麦上部叶的酸性磷酸酶活性显著高于下部叶(图3A)。随着磷胁迫程度的加强, 两基因型大麦下部叶的酸性磷酸酶活性显著升高; 上部叶酸性磷酸酶呈小幅增加趋势。极低磷水平下, 两基因型大麦上部叶的酸性磷酸酶活性显著增加。不同施磷水平下, 上部叶的酸性磷酸酶活性不存在基因型差异。低磷和极低磷水平下, 高效基因型DH110和DH147大麦下部叶的酸性磷酸酶活性显著高于低效基因型DH49, 分别为低效基因型的1.36和1.41倍(P25)、1.29和1.37倍(P50)。抽穗期上部叶和下部叶的酸性磷酸酶活性随施磷水平的变化趋势与孕穗期保持一致(图3B)。在低磷和极低磷水平下, 高效基因型大麦下部叶酸性磷酸酶活性显著高于低效基因型, 分别为低效基因型的1.28和1.35倍(P25)、1.20和1.35倍(P50)。由此表明生育后期, 磷高效基因型大麦在低磷胁迫环境下能够增强下部叶的酸性磷



**图3** 不同施磷水平下大麦孕穗期(A)和抽穗期(B)叶片酸性磷酸酶活性差异

UL: 上部叶; BL: 下部叶。不同小写字母表示同一基因型在不同施磷水平间差异显著( $P < 0.05$ ); 不同上标小写字母表示在同一施磷水平不同基因型间差异显著( $P < 0.05$ )。

**Figure 3** Changes of nucleic acid phosphatase activity in leaves of barley under different P conditions at booting (A) and heading (B) stages

UL: Upper leaves; BL: Bottom leaves. Different letters indicate significant difference at  $P < 0.05$  among different P conditions; while different superscript letters indicate significant difference at  $P < 0.05$  between the two genotypes.

酸酶活性, 促进下部叶有机磷水解, 增强植株对叶片中磷素的再利用能力。

#### 2.4 大麦叶片磷组分与酸性磷酸酶活性及磷利用效率的关系

大麦上部叶的无机磷含量与植株磷素干物质生产效率呈极显著负相关, 与叶片酸性磷酸酶活性不相关,

其它各磷组分含量与酸性磷酸酶活性和磷素干物质生产效率均不相关(表5)。上部叶无机磷含量显著影响植株磷素的利用效率; 下部叶酸性磷酸酶活性与酯磷和核酸态磷呈极显著负相关, 磷素干物质生产效率与下部叶无机磷、酯磷和核酸态磷含量呈显著或极显著负相关。低磷胁迫下, 磷高效基因型大麦生育后期可诱导叶片酸性磷酸酶活性增加, 促进下部叶可溶性有机磷的水解, 向新叶和生殖器官再转运, 以提高磷素的利用效率。

#### 2.5 讨论

磷是植物生长发育必需的营养元素之一, 在磷矿资源有限和磷肥当季利用率低的双重背景下, 提高作物对磷素资源的利用率已成为当今农业发展亟待解决的问题(Su et al., 2006; 黄彩霞等, 2015)。低磷胁迫下, 磷在植物体内高效利用效率的途径包括降低生理代谢活动对磷的需求以及加强磷在植物体中的再利用(Peng and Li, 2005; Hammond et al., 2009; 袁硕等, 2011)。低磷胁迫下, 植株磷含量显著降低, 组织中不同磷库的变化特征存在较大差异(Lambers et al., 2011; Veneklaas et al., 2012)。植物体内的磷库可划分为有机磷库和无机磷库, 其中无机磷库由代谢态磷库和储存态磷库组成(Rouached et al., 2011)。低磷胁迫下, 植物细胞存储态无机磷可向代谢态无机磷转移, 维持代谢态无机磷含量, 满足叶片发育和光合产物合成及运输过程中对酯磷和核酸的需求(Pratt et al., 2009)。石磊等(2008)研究表明, 低磷胁迫下, 甘蓝型油菜(*Brassica napus*)上部叶无机磷含量和分配比例大幅降低, 有机磷的降幅较小且分配比例增加, 以提高新生叶片无机磷的利用程度。本研究结果表明, 低磷胁迫显著降低大麦上部叶的无机磷含量。极低磷水平下, 磷高效基因型大麦DH110和DH147的无机磷和核酸态磷含量显著降低, 酯磷含量无显著差异; 低效基因型大麦DH49的核酸态磷降幅较大, 且酯磷含量显著下降, 使得磷高效基因型大麦在极低磷水平下可维持较高的有机磷含量和分配比例。其原因之一可能是低磷胁迫下, 上部叶的存储态无机磷被更多地同化成新叶发育和光合产物形成过程中所需的代谢态有机磷; 其二可能是光合产物向穗部转运过程中无机磷被同化后伴随糖类物质发生转移所致。低磷胁迫下, 磷高效基因型大麦进入生殖阶段后有更强的代谢

**表5** 大麦叶片磷组分与酸性磷酸酶活性、磷素利用效率的关系**Table 5** Relationship between P fractions and acid phosphatase activity, P utilization efficiency of barley in different parts of leaves

Organs	Indexes	Acid phosphatase activity ( $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ FW)	PUE for dry matter ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ P)
Upper leaves	Pi	-0.433	-0.599**
	Ester P	0.122	0.286
	Nucleic P	-0.332	-0.166
	Insoluble P	0.391	0.058
Bottom leaves	Pi	0.005	-0.508*
	Ester P	-0.742**	-0.906**
	Nucleic P	-0.657**	-0.922**
	Insoluble P	0.412	0.410

\*  $P<0.05$ 水平差异显著; \*\*  $P<0.01$ 水平差异极显著; PUE: 磷利用效率

\* Represent significant differences at  $P<0.05$ ; \*\* Represent significant differences at  $P<0.01$ ; PUE: Phosphorus use efficiency

强度,可更大程度利用上部叶的存储态无机磷。相关分析(表5)表明,大麦上部叶无机磷含量与植株磷素干物质生产效率呈极显著负相关( $R=-0.599^{**}$ ),原因可能是大麦上部叶无机磷库向代谢活跃的有机磷转化并随光合产物向穗部转运程度越高,越有利于维持植株上部叶的光合速率,促进磷利用效率的提高(Karthikeyan et al., 2007; Cai et al., 2012)。难溶性磷是植物组织细胞的结构物质,其含量受外界供磷环境的影响相对较小(Chapin and Kedrowski, 1983; Hart and Jessop, 1983; Hidaka and Kitayama, 2011)。本研究表明,高效基因型大麦上部叶难溶性磷含量在各施磷水平均保持稳定,而低效基因型在极低磷水平下显著降低。可见低磷胁迫下,高效基因型能较好地维持上部叶细胞结构的稳定。

随着生育期的推进,老叶中的磷成为植物地上部新生组织的重要磷源。低磷胁迫时,老叶中磷的再利用对于植物维持生长和提高磷利用效率具有重要意义(袁硕等, 2011; Rose et al., 2011)。Dention等(2007)研究表明,山龙眼科植物叶片80%的磷可被再活化利用,且在成熟时期叶片磷含量极低。段海燕等(2002)研究表明,低磷胁迫显著降低甘蓝型油菜下部叶的无机磷含量,且下部叶<上部叶,下部叶表现出明显的磷素转移。本研究表明,极低磷胁迫显著降低了大麦下部叶无机磷、酯磷和核酸态磷含量;无机磷含量在低效基因型大麦中的降幅更大;酯磷和核酸态磷含量在高效基因型的降幅更大。极低磷胁迫下,磷高效基因型下部叶酯磷和核酸态磷发生水解转化为无机磷,补充到无机磷库,增加大麦的可移动性磷

源,延缓了高效基因型下部叶无机磷含量的下降,促进老叶磷素向新生组织中转移。本研究中下部叶无机磷含量随外界供磷的变化与张海伟等(2010)在不同磷效率甘蓝型油菜中的研究结果较为相似。从下部叶各磷组分分配比率可发现(图2B, D),低磷胁迫下,高效基因型大麦代谢活跃的酯磷所占比例下降,且明显低于低效基因型;而难溶性磷比例上升且高于低效基因型。该现象产生的原因是低磷胁迫下,磷高效基因型对下部叶有机磷的再活化能力较强引起的。相关分析表明,磷素干物质生产效率与下部叶无机磷、酯磷和核酸态磷含量呈显著或极显著负相关(无机磷:  $R=-0.508^*$ ; 酯磷:  $R=-0.906^{**}$ ; 核酸态磷:  $R=-0.922^{**}$ ),表明大麦下部叶有机磷的活化再利用是提高植株磷利用效率的重要途径。

酸性磷酸酶是植物组织器官中广泛存在的一种重要的诱导酶和水解酶,可通过降解部分有机含磷化合物释放出无机磷,对植株磷的吸收、活化和体内再利用起着重要作用(Tian et al., 2012b)。低磷胁迫下,小麦植株叶片酸性磷酸酶活性显著升高,且高效基因型低于低效基因型(吴沂珀等, 2013)。油菜上部叶的酸性磷酸酶活性大于下部叶,随着低磷处理时间的延长,下部叶片酸性磷酸酶活性均显著升高,促进了下部叶有机磷化合物的水解(张海伟等, 2010)。石磊等(2008)的研究也发现,低磷胁迫可显著增强油菜上部叶、下部叶和根系的酸性磷酸酶活性,且高效基因型酶活显著高于低效基因型,但不同磷效率基因型酸性磷酸酶活性差异不一致,可能是由于不同生育阶段等因素引起的。本研究表明,随着磷胁迫程度的增加,

大麦上部叶和下部叶的酸性磷酸酶活性均呈增加趋势,且上部叶的酶活性大于下部叶(图3A, B)。可见,低磷胁迫下大麦可通过增强上部叶酸性磷酸酶活性提高磷在细胞中的分解代谢强度,有利于上部叶光合产物合成、运输及新生叶片组织构建过程中对无机磷的需求(Bargaz et al., 2012; 王丽等, 2014)。而相关分析表明,上部叶各无机磷组分与酸性磷酸酶活性不相关,其原因是上部叶是大麦光合作用的重要场所,细胞中磷的代谢强度大,大量有机含磷酸物质的分解与合成同步进行,使得各有机、无机磷库处于动态平衡中,造成酸性磷酸酶活性与有机和无机磷含量不相关。低磷胁迫下,下部叶的酸性磷酸酶活性大幅增加,且高效基因型大麦酶活性显著高于低效基因型。下部叶酸性磷酸酶活性的提高有利于加快有机磷分解,提供给新生叶片再利用。下部叶酸性磷酸酶活性与酯磷、核酸态磷含量呈极显著负相关,而与无机磷含量关系不显著。高效基因型大麦下部叶酯磷含量降幅更大,可能与其较高的酸性磷酸酶活性有关。因此,大麦下部叶酸性磷酸酶活性的增强,是植物提高磷利用效率并适应低磷胁迫的特征之一。

综上所述,低磷胁迫下,大麦磷高效基因型可维持较高的上部叶代谢态酯磷含量,促进无机磷向有机态磷的转化,减缓核酸态磷的下降和上部叶磷代谢活动的强度。同时,大麦磷高效基因型主要通过分解下部叶酯磷和核酸态有机磷,以增强老叶中磷的再利用能力。不同施磷水平下,大麦上部叶片的酸性磷酸酶活性大于下部叶,表明上部叶磷素代谢强度高于下部叶。低磷胁迫下,大麦磷高效基因型通过提高下部叶中的酸性磷酸酶活性加强酯磷和核酸态磷的分解,转化为无机磷,增加可移动性磷源的含量和比例,以提高大麦生育后期体内磷素的再利用能力。

## 参考文献

- 陈海英, 余海英, 陈光登, 李廷轩 (2015). 低磷胁迫下磷高效基因型大麦的根系形态特征. 应用生态学报 **26**, 3020–3026.
- 段海燕, 徐芳森, 王运华 (2002). 甘蓝型油菜不同磷效率品种苗期根系生长及磷营养的差异. 植物营养与肥料学报 **8**, 65–69.
- 郭程瑾, 李宾兴, 王斌, 李雁鸣, 肖凯 (2006). 小麦高效吸收和利用磷素的生理机制. 作物学报 **32**, 827–832.
- 黄彩霞, 柴守玺, 赵德明, 常磊, 程宏波, 杨长刚 (2015). 氮肥配施对冬小麦灌浆期光合参数及产量的影响. 植物学报 **50**, 47–54.
- 刘渊, 李喜焕, 孙星, 张彩英 (2012). 磷胁迫下大豆酸性磷酸酶活性变化及磷效率基因型差异分析. 植物遗传资源学报 **13**, 521–528.
- 鲁如坤 (2000). 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社. pp. 56–57.
- 石磊, 梁宏玲, 徐芳森, 王运华 (2008). 甘蓝型油菜幼苗体内磷组分差异与磷高效关系的研究. 植物营养与肥料学报 **14**, 351–356.
- 王丽, 王芹芹, 王幼群 (2014). 蚕豆叶片小叶脉不同发育时期ATP酶和酸性磷酸酶的细胞化学超微结构定位. 植物学报 **49**, 78–86.
- 吴沂泊, 张锡洲, 李廷轩, 阳显斌, 吴德勇 (2013). 小麦不同磷效率品种对不同磷源的利用差异及酸性磷酸酶的作用. 核农学报 **27**, 351–357.
- 易雪梅 (2012). 大麦磷高效基因型筛选及其生理生化特征. 硕士论文. 成都: 四川农业大学. pp. 8–28.
- 袁硕, 李春俭, 彭正萍, 彭云峰, 王红, 张丽娟 (2011). 磷对不同玉米品种生长, 体内磷循环和分配的影响. 植物营养与肥料学报 **17**, 310–316.
- 张海伟, 黄宇, 叶祥盛, 徐芳森 (2010). 低磷胁迫下甘蓝型油菜酸性磷酸酶对磷效率的贡献分析. 中国科学: 生命科学 **40**, 418–427.
- 赵华, 徐芳森, 石磊, 王运华 (2006). 植物根系形态对低磷胁迫应答的研究进展. 植物学通报 **23**, 409–417.
- Bargaz A, Faghire M, Abdi N, Farissi M, Sifi B, Drevon JJ, Ikbai MC, Ghoulam C (2012). Low soil phosphorus availability increases acid phosphatases activities and affects P partitioning in nodules, seeds and rhizosphere of *Phaseolus vulgaris*. *Agriculture* **2**, 139–153.
- Cai J, Chen L, Qu H, Lian J, Liu W, Hu YB, Xu GH (2012). Alteration of nutrient allocation and transporter genes expression in rice under N, P, K, and Mg deficiencies. *Acta Physiol Plant* **34**, 939–946.
- Chapin III FS, Kedrowski RA (1983). Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* **64**, 376–391.
- Close DC, Beadle CL (2004). Total, and chemical fractions, of nitrogen and phosphorus in *Eucalyptus* seedling leaves: effects of species, nursery fertilizer management and transplanting. *Plant Soil* **259**, 85–95.
- Denton MD, Veneklaas EJ, Freimoser FM, Lambers H

- (2007). *Banksia* species (Proteaceae) from severely phosphorus-impooverished soils exhibit extreme efficiency in the use and remobilization of phosphorus. *Plant Cell Environ* **30**, 1557–1565.
- Feuillet C, Muehlbauer GJ** (2009). Genetics and Genomics of the Triticeae, *Plant Genetics and Genomics: Crops and Models*. Berlin: Springer. Vol. 7. pp. 685–711.
- George TS, Gregory PJ, Hocking P, Richardson AE** (2008). Variation in root-associated phosphatase activities in wheat contributes to the utilization of organic P substrates *in vitro*, but does not explain differences in the P-nutrition of plants when grown in soils. *Environ Exp Bot* **64**, 239–249.
- Hammond JP, Broadley MR, White PJ, King GJ, Bowen HC, Hayden RM, Meacham MC, Mead A, Overs TS, William P, Greenwood DJ** (2009). Shoot yield drives phosphorus use efficiency in *Brassica oleracea* and correlates with root architecture traits. *J Exp Bot* **60**, 1953–1968.
- Hart AL, Jessop D** (1983). Phosphorus fractions in trifoliolate leaves of white clover and lotus at various levels of phosphorus supply. *New Zeal J Agr Res* **26**, 357–361.
- Hidaka A, Kitayama K** (2011). Allocation of foliar phosphorus fractions and leaf traits of tropical tree species in response to decreased soil phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. *J Eco* **99**, 849–857.
- Huang CY, Shirley N, Genc Y, Shi BJ, Langridge P** (2011). Phosphate utilization efficiency correlates with expression of low-affinity phosphate transporters and noncoding RNA, IPS1, in barley. *Plant Physiol* **156**, 1217–1229.
- Karthikeyan AS, Varadarajan DK, Jain A, Held MA, Carpita NC, Raghothama KG** (2007). Phosphate starvation responses are mediated by sugar signaling in Arabidopsis. *Planta* **225**, 907–918.
- Kedrowski RA** (2013). Extraction and analysis of nitrogen, phosphorus and carbon fractions in plant material. *J Plant Nutr* **6**, 989–1011.
- Lambers H, Finnegan PM, Laliberté E, Pearse SJ, Ryan MH, Shane MW, Veneklaas EJ** (2011). Phosphorus nutrition of Proteaceae in severely phosphorus-impooverished soils: are there lessons to be learned for future crops. *Plant Physiol* **156**, 1058–1066.
- Parentoni SN, Souza Júnior CL** (2008). Phosphorus acquisition and internal utilization efficiency in tropical maize genotypes. *Pesqui Agropecu Bras* **43**, 893–901.
- Peng Z, Li C** (2005). Transport and partitioning of phosphorus in wheat as affected by P withdrawal during flag-leaf expansion. *Plant Soil* **268**, 1–11.
- Pratt J, Boisson AM, Gout E, Bligny R, Douce R, Aubert S** (2009). Phosphate (Pi) starvation effect on the cytosolic Pi concentration and Pi exchanges across the tonoplast in plant cells: an *in vivo* 31P-nuclear magnetic resonance study using methylphosphonate as a Pi analog. *Plant Physiol* **151**, 1646–1657.
- Rose TJ, Hardiputra B, Rengel Z** (2010). Wheat, canola and grain legume access to soil phosphorus fractions differs in soils with contrasting phosphorus dynamics. *Plant Soil* **326**, 159–170.
- Rose TJ, Rengel Z, Ma Q, Bowden JW** (2008). Post-flowering supply of P, but not K, is required for maximum canola seed yields. *Eur J Agron* **28**, 371–379.
- Rose TJ, Rose MT, Pariasca-Tanaka J, Heuer S, Wisuwa M** (2011). The frustration with utilization: why have improvements in internal phosphorus utilization efficiency in crops remained so elusive. *Front Plant Sci* **10**, 371–379.
- Rouached H, Stefanovic A, Secco D, Bulak A, Gout E, Bligny R, Poirier Y** (2011). Uncoupling phosphate deficiency from its major effects on growth and transcriptome via PHO1 expression in Arabidopsis. *Plant J* **65**, 557–570.
- Su J, Xiao Y, Li M, Liu Q, Li B, Tong Y, Jia J, Li Z** (2006). Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolerance at wheat seedling stage. *Plant Soil* **281**, 25–36.
- Tabaldi LA, Ruppenthal R, Cargnelutti D, Morsch VM, Pereira LB, Schetinger MRC** (2007). Effects of metal elements on acid phosphatase activity in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. *Environ Exp Bot* **59**, 43–48.
- Tian J, Wang C, Zhang Q, He XW, Whelan J, Shou HX** (2012a). Overexpression of OsPAP10a, a root-associated acid phosphatase, increased extracellular organic phosphorus utilization in rice. *J Integr Plant Biol* **54**, 631–639.
- Tian J, Wang X, Tong Y, Chen X, Liao H** (2012b). Bioengineering and management for efficient phosphorus utilization in crops and pastures. *Curr Opin Biotech* **23**, 866–871.
- Veneklaas EJ, Lambers H, Bragg J, Finnegan PM, Lovelock CE, Plaxton WC, Price CA, Scheible WR, Shane MW, White PJ** (2012). Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. *New Phytol* **195**, 306–320.
- Wieneke J** (1990). Phosphorus efficiency and phosphorus remobilization in two sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) cultivars. *Plant Soil* **123**, 139–145.

## Characterization of Phosphorus Utilization in Barley Leaf under Low Phosphorus Stress

Tao Liu, Haiying Chen, Haiying Yu, Tingxuan Li, Shangqing Gao, Guangdeng Chen\*

*College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China*

**Abstract** To study the character of P fractions and acid phosphatase in leaf, we conducted a pot experiment of super-low P (25 mg·kg<sup>-1</sup> soil), low P (50 mg·kg<sup>-1</sup> soil) and normal P (75 mg·kg<sup>-1</sup> soil) in P-efficient barley (DH110, DH147) and P-inefficient barley (DH49). Inorganic P concentration was reduced significantly by low P stress, except for insoluble phosphate, in leaves of barley. The nucleic P concentration in upper leaves was higher in P-efficient than P-inefficient barley, but the nucleic P concentration in bottom leaves was lower; only 18.4% to 91.4% of that in P-inefficient barley. The ester P concentration and distribution ratio in bottom leaves was less in P-efficient than P-inefficient barley. However, the ester P concentration was decreased significantly only in P-inefficient barley and was significantly lower than in P-efficient barley. Moreover, the distribution of nucleic acid P and the ester P in P-efficient blades showed a better nutritional status of P in upper leaves and stronger decomposition conversion of soluble organic P in bottom leaves. Under P-deficiency, the acid phosphatase activity in bottom leaves increased significantly and was 1.29 to 1.41 times higher in P-efficient than P-inefficient barley. The P-efficient barley could improve inorganic P transformation from ester-P and nucleic P by enhancing the acid phosphatase activity of lower leaves, which increases the content and ratio of mobility P to improve P-recycling in the late growth stage of barley.

**Key words** P-efficient utilization, P fractions of leaves, acid phosphatase, P-recycling

**Liu T, Chen HY, Yu HY, Li TX, Gao SQ, Chen GD** (2016). Characterization of phosphorus utilization in barley leaf under low phosphorus stress. *Chin Bull Bot* **51**, 504–514.

---

\* Author for correspondence. E-mail: gdchen@sicau.edu.cn