

藻类中植物激素的研究进展*

侯和胜^① 吴超元

(中国科学院海洋研究所)

植物激素是植物体内自然产生的对植物的生长发育起调控作用的化学物质。目前已被广泛公认的植物激素有五大类:生长素类、细胞分裂素类、赤霉素类、脱落酸和乙烯。另外,近些年来,有些学者也把油菜素甾醇类看作植物激素(Mandava, 1988)。这些激素协同作用,调节着植物体各部位的生长速率和不同组织、器官的分化;还可保持植物整体生长的协调一致;控制着生殖过程;同时也使植物能对环境的变化作出反应。对陆生高等植物中的激素,已经有了大量的研究报道(Davis, 1987)。然而,无论是从进化的角度还是从生理学的角度,人们都在探讨这些激素是否也存在于藻类中?如果存在,它们是否仍具有激素的功能?早在 50 年代初期就有人开始了这方面的研究(Davidson, 1950),以后经过众多研究者多年的努力,对植物激素在藻类中的分布及功能等已有了较深的了解。但藻类中究竟存在哪些激素?它们又是怎样调节生长发育和形态建成的?迄今为止,仍没有肯定的结论。本文结合作者的相关工作,综合当前国内外本领域的研究进展资料,对藻类中激素的研究现状作一较全面的概述。

一、藻类中植物激素的检测和分布

植物中的五大类激素在藻类中均已检测到。同时,也已分离鉴定出了一些具有激素活性的其它物质。在激素的分离、鉴定研究中,采用了各种不同的研究方法和技术,概括起来主要有生物试法(BA)、气相色谱法(GC)、酶联免疫吸附法(ELISA)、气相色谱-质谱联检法(GC-MS)和核磁共振法(NMR)。由于采用的方法不同,检测结果的可信度也不同。藻类中激素活性的许多研究结果是通过生物试法得到的。早在 1940 年, Van Overbeek (1940)就使用燕麦胚芽鞘弯曲法检测了几种褐藻中的吲哚乙酸活性。Abe 等(1972, 1974)用燕麦胚芽鞘切段伸长法发现生长素类物质存在于石莼(*Ulva pertusa*)、裙带菜(*Undaria pinnatifida*)、石花菜(*Gelidium amansii*)等海藻中。Featoney-Smith 等(1984)用大豆试法在昆布(*Ecklonia maxima*)中检测到细胞分裂素活性。Hussain 等(1973)用莴

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 3201 号。

国家自然科学基金资助项目,39670584 号;国家攀登计划 B 资助项目,PD-B-6-4-2 号。

收稿日期:1997 年 3 月 4 日。

① 现工作单位:辽宁师范大学生物系。

莖下胚轴生长法检测的脱落酸类似物存在于海带(*Laminaria*)和节结囊叶藻(*Ascophyllum nodosum*)中。同样用生物试法, Jennings 等(1968)在浒苔(*Enteromorpha prolifera*)和昆布(*Ecklonia maxima*)中检测到赤霉素活性。有人(Evans *et al.*, 1991; Zhang *et al.*, 1993)认为生物试法的灵敏度和特异性不够,无法排除假阳性反应的存在。但生物试法的检测结果是寻找藻类中激素的第一步,经测试确定生物活性存在后,才能作下一步的纯化鉴定。

藻类激素研究中最常采用的另一种方法是气相色谱法,它是通过与标准样品的共色层分离(co-chromatography)来鉴定待测样中的激素及其含量。在五大类植物激素中,由于结构简单和气体性质,乙烯的气相色谱分析检测结果是结论性的。为了避免由于细菌污染和甲硫氨酸降解所产生的乙烯而引起的干扰,在乙烯的检测中,常检测乙烯合成的前体1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)。气相色谱法对生长素类、赤霉素类和脱落酸的检测结果尚不能作最后定论。因为这种检测无法排除杂质和污染物与标准植物激素的共色层分离。

酶联免疫分析非常特异和灵敏,但其最大的弱点是无法排除交叉反应引起的错误。所以该方法目前在藻类激素分析中采用的不多。Hirsch 等(1989)采用酶联免疫法检测了64种藻,结果表明,所有被测藻中都有脱落酸活性。显示了该方法的高灵敏性和应用潜力。

目前普遍认为藻类激素研究最可靠的分析方法是GC-MS和NMR法。这两种方法检测的结果是结论性的(Bradley, 1991; Evans *et al.*, 1991; Zhang *et al.*, 1993)。因为这两种检测技术可以得到被检测物的准确的化学结构,从而确认其激素性质。现将用GC-MS和NMR技术检测到的真核藻类中的植物激素列于表1。从表1可以看出:(1)迄今为止,还没有确凿证据证明藻类中存在赤霉素类物质(Jacobs, 1993)。可是用生物试法,已在许多藻类提取物中检测到类赤霉素活性,但引起生物活性的化学物质尚未被鉴定。在高等植物中,已分离鉴定出了70多种赤霉素类化合物(Crozier *et al.*, 1983)。但Jacobs(1993)采用GC-MS分析技术,对在生物试法中已检测到活性的海藻(*Caulerpa paspaloides*)提取物进行分析时,未发现任何已知的赤霉素类化合物,所以,他推测是提取物中的某种未知化合物表现出类赤霉素活性。Jacobs(1993)正在对这种活性物质进行分离和鉴定工作。(2)赤霉素类以外的4种激素都已在藻类中发现,而且在一种藻中可以同时找到几种激素(Zhang *et al.*, 1993)。

表1 分布于真核藻类中的植物激素

藻 类 种 名	检测方法	激 素 种 类
裙带菜(<i>Undaria pinnatifida</i>)	MS	IAA, ICA
	IR, NMR	PAA, P-OH-PAA
扁浒苔(<i>Enteromorpha compressa</i>)	GC-MS	PAA
象雀稗藻(<i>Caulerpa paspaloides</i>)	GC-MS	IAA
大昆布(<i>Ecklonia maxima</i>)	GC-MS	IAA, ICA
葡萄藻(<i>Botryocladia leptopoda</i>)	NMR, MS	Mthylester of ICA, ICA
锯齿藻(<i>Prionitis lanceolata</i>)	NMR, MS	Indole-3-carboxaldehyde, ICA,

续表 1

藻 类 种 名	检测方法	激 素 种 类
		3-(hydroxyacetyl)-indole
节结囊叶藻(<i>Ascophyllum nodosum</i>)	GC-MS	IAA
紫菜(<i>Porphyra perforata</i>)	GC-MS	IAA, IAA conjugate
(<i>Pelagophycus porra</i>)	GC-MS	PAA
马尾藻(<i>Sargassum muticum</i>)	GC-MS	PAA
纤细裸藻(<i>Euglena gracilis</i>)	GC-MS	iPA, cis-ZR, ms-ZR
<i>Durvillea potatorum</i>	GC-MS	Z, ZR, DZ, DZR, iP, iPA ZOG, ZROG, DZOG, DZROG
球状轮藻(<i>Chara globularis</i>)	GC-MS	iPA
指枝藻(<i>Valoniopsis pachynema</i>)	NMR, MS	Z
杉叶蕨藻(<i>Caulerpa taxifolia</i>)	IR, MS	iP
一种绿藻	IR, MS, NMR	2-hydroxy-1'-methyl-Z
巨藻(<i>Macrocystis pyrifera</i>)	GC-MS	Z
马尾藻(<i>Sargassum muticum</i>)	GC-MS	iP, cis-ZR
紫菜 tRNA(<i>Porphyra perforata</i>)tRNA	GC-MS	iP, cis-ZR
小毛枝藻(<i>Stigeoclonium</i> cf. <i>Tenue</i>)	GC-MS	ABA
节结囊叶藻(<i>Ascophyllum nodosum</i>)	GC-MS	ABA
杜氏藻(<i>Dunaliella parva</i>)	GC-MS	ABA
石莼(<i>Ulva lactuca</i>)	GC-MS	ABA
竹枝藻(<i>Draparnaldia mutabilis</i>)	GC-MS	ABA
大昆布(<i>Ecklonia maxima</i>)	GC	ACC
地中海伞藻(<i>Acetabularia mediterranea</i>)	GC-MS	Ethylene
扁平松藻(<i>Codium latum</i>)	GC	Ethylene
甘紫菜(<i>Porphyra tenera</i>)	GC	Ethylene
紫菜(<i>Porphyra perforata</i>)	GC-MS	ACC

注:ABA 为脱落酸;ACC 为 1-氨基环丙烷-1-羧酸;IAA 为吲哚乙酸;ICA 为吲哚羧酸;iP 为异戊烯腺嘌呤;iPA 为异戊烯腺苷;PAA 为苯乙酸;Z 为玉米素;DZ 为二羟玉米素;R 为核糖核苷;-OG 为糖苷。

Evans 等(1991)对藻类中植物激素的存在提出了疑问。他们认为,绝大部分研究报道中采用的实验藻都不是无菌条件下培养的,因此,不排除检测到的激素活性是来自污染微生物的可能性。微生物可以合成全部 5 种植物激素的代表性化合物(Sembdner *et al.*, 1985),许多微生物提取液中都可以用生物试法检测到促进或抑制植物生长的激素类活性。另外,有研究表明(Fries, 1988),某些完全无菌条件下培养的海藻必须外加植物生长调节物质才能生存或正常生长,这似乎说明这些藻自身不能形成调节其生长发育的活性物质。微生物的存在,可能为藻类提供了必需的生长调节物质,或合成这些物质的前体。

二、植物激素在藻类中的生理功能

为探明在藻类中已检测到的植物激素的生理功能,常采用的研究方法是外源供给藻类已知的植物激素,以研究其对培养藻生长发育的影响,这是研究海藻中植物激素功能的有效手段,这方面研究已有大量的报道。吲哚乙酸促进单细胞和多细胞藻的生长和分裂(Provasoli *et al.*, 1974; Conrad *et al.*, 1962),影响藻类的形态建成、再生、生殖和许多生理过程(Vanden Driessche *et al.*, 1988; Nowak *et al.*, 1988; Kim *et al.*, 1985; Dawes, 1971; Mishra *et al.*, 1969),外加赤霉素可以增加大型海藻的生长速率(Furuya *et al.*, 1983),影响藻的形态建成、再生和许多生理生化过程(Jacobs *et al.*, 1983; Borowczak *et al.*, 1977; Pantastico *et al.*, 1971)。细胞分裂素可促进藻类生长(Jennings, 1969; Pederson, 1973),加速细胞分裂,增加蛋白质和叶绿素含量(Bentley-Mowat, 1969; Ahmad, 1974; Buczek, 1975),并可调节藻类的形态建成和再生(Kentzer *et al.*, 1980)。脱落酸和乙烯在藻类中的功能的研究报道很少。在藻类中,脱落酸的生物学效应与在高等植物中的相似,表现出对某些生理过程的抑制作用(Tietz *et al.*, 1989; Ullrich *et al.*, 1984; Ishiura, 1976);而且,在胁迫条件下,脱落酸有累积现象(Hirsch *et al.*, 1989)。乙烯表现出对藻类细胞分裂的促进作用(Wanger, 1970)和影响生长速度(Vanden Driessche *et al.*, 1988)。在这种研究中采用的藻应该是无菌培养的,培养基必须用人工海水配制,以便排除来自污染菌和自然海水的干扰。

高等植物中激素作用机制的研究表明,植物的生长发育和形态建成是各种激素相互作用的结果。在藻类中,不同激素间的相互作用也有报道。赤霉素可以加强吲哚乙酸对石莼生长的促进作用,但赤霉素本身却没有任何促生长效应(Provasoli, 1958)。赤霉素对墨角藻(*Fucus vesiculosus*)切段形成分枝有促进作用,而玉米素可加强这种作用(Borowczak *et al.*, 1977)。赤霉素与其它激素之间也表现出拮抗作用,分别提供赤霉素或玉米素可以部分取代顶端细胞的作用,增加叉状黑顶藻(*Sphacelaria furcigera*)新分枝与顶端的距离,从而证明顶端优势的存在;但如果同时提供两种激素,这种效应就明显下降(Dworetzky *et al.*, 1980)。顶端优势是植物体内激素相互作用的典型例证。在分化较复杂的褐藻中,如 *Fucus*, *Ascophyllum* 和 *Sphacelaria* 中已发现了顶端优势现象的存在(Buggeln, 1981),但其调控机制及涉及的激素仍不清楚。

许多大型海藻组织培养的研究表明,外加植物生长调节物质对愈伤组织的形成、细胞和组织的分化,以及藻体的形态建成是必须的(Bradley *et al.*, 1990; Pothen *et al.*, 1982; Chen, 1987; Liu *et al.*, 1991; Jacobs *et al.*, 1983)。我们的研究表明,在单细胞藻培养和大型海藻的养殖生产中,外施植物生长调节物质可以促进藻细胞分裂、增加蛋白质含量和叶绿素含量、提高光合速率、加快生长速度和增加产量(姚南瑜等, 1989; 陈敏资等, 1994; 侯和胜等, 1997)。

大量的实验结果表明,某些植物激素确实能影响藻类的生长发育和形态建成,结合利用可靠的 GC-MS 和 NMR 分析技术获得的结果,可以确认,已知的植物激素中生长素类和细胞分裂素类是作为激素存在于藻类中并起激素作用的。而赤霉素、脱落酸和乙烯在藻

类中的激素作用还需更多的可靠证据来证实。

三、藻类中存在的其它可能调节生长的物质

除五大类激素外,现已发现许多具有植物激素活性的其它化合物,如油菜素甾醇类(Brassinosteroids)、多胺类(Polyamines)、三十烷醇(Triacontanol)等。这些化合物在浓度很低时就能对高等植物的生长、细胞分裂等表现出明显的促进作用(Ries *et al.*, 1983; Mandava, 1988)。我们的研究表明,以上物质无论在单细胞藻,还是大型海藻中都表现出明显的生物学效应(侯和胜等,1997;陈敏资等1987,1984)。Hamana 等(1990)已经从一种单细胞红藻(*Cyanidium caldarium*)中分离鉴定出了多胺。Yokota 等(1986)从水网(*Hydrodictyon reticulatum*)中分离得到了油菜素甾醇类物质。这些研究结果表明,藻类中可能普遍存在这些化合物。但这方面的研究远落后于对已知植物激素的研究。它们在藻类中的分布和功能的探索则刚刚起步。

藻类激素的研究者发现,有些藻类的生长发育和形态建成与其表面附生的微生物关系非常密切。早在1958年,Provasoli 等就发现,在无菌培养条件下,石莼(*U. lactuca*)会发育成一个由单分枝丝状体组成的针垫状藻体,完全失去了石莼的正常形态。如果向培养体系中加入从石莼表面分离得到的某些细菌,石莼就能恢复其典型的叶状体形态(Bonneau, 1977; Provasoli *et al.*, 1980)。相似的现象在缘管浒苔(*E. linza*)(Fries, 1975)、扁浒苔(*E. compressa*)和尖种礁膜(*Monostroma oxyspermum*)中也有发现(Provasoli *et al.*, 1964)。但在作用机制上,上述几种藻类又有不同。Tatewaki 等(1983)报道,在礁膜的培养液中加入过滤灭菌或高压灭菌的细菌培养液,可以使礁膜的叶状体恢复正常形态。Nakanishi 等(1996)最近却发现,在石莼的无菌培养中,无论加入各种植物生长调节物质,还是加入过滤灭菌的、具有形态建成活性的细菌培养液都不能恢复石莼的正常形态;而只有将活性菌接种到培养物中,才能表现出形态建成效应。这意味着还有某些未明的具有激素活性的物质在海藻的生长发育中起调节作用,而这种作用不能被已知的植物激素取代。这些物质有的可能由细菌释放到周围介质中传播和起作用;有的则需要活性菌与藻体的直接接触传播,这可能是防止活性物质被海水或周围介质稀释的一种保护措施。

在海藻中,还发现了一些特有的具调节生长发育活性的糖蛋白。在凋毛藻(*Griffithsia* spp.)中,已分离得到一种红吗啡(rhodomorphin)(Waaland, 1986),这种物质可以修复去尖的丝状藻体而产生新的苗端细胞。这种红吗啡似乎具有种的特异性,还不宜定义为激素。Jaffe(1969)在若干不同藻中发现了假根素(rhizin),这种化合物对正在发育的墨角藻受精卵的极性有特殊的定向作用,从而表现出对藻体生长发育的调节,但假根素也未被认为是激素。

某些糖蛋白表现出种特异的性激素活性,在团藻(*Volvox* spp.)中已分离、纯化了这种物质(Starr *et al.*, 1974)。团藻生殖细胞的卵裂可以导致新个体的产生,如果有纯化的性激素存在,就会产生有性胚;如无性激素,就会产生无性胚。Maier 等(1986)对这方面作了较全面的综述。

许多海藻中含有酚类化合物,特别是褐藻中含量更高。这些酚类物质具有对藻体保护

的作用,有些则表现出刺激或抑制生长的作用。在海藻中,酚类物质常常与某些植物激素相互作用,增强或抑制激素的活性。这方面的研究进展可参阅 Kefeli 等(1984)和 Kozitskaya(1984)的综述。

四、藻类中植物激素研究的展望

高等植物中激素的研究已经取得了很多成就。正是由于人们基本上了解和掌握了控制植物生长发育和形态建成的激素的种类、分布、代谢、生理效应及作用机制,才能够较自如地控制和调节植物的生长、发育和分化,从而实现使其为人类服务的目的。如植物的组织培养、细胞培养、原生质体培养以及与之密切相关的细胞工程和基因工程育种,植物次生代谢物质生产,植物生长调节物质在农业上的应用等。藻类中植物激素的研究远远落后于高等植物。因此,海藻的组织培养、原生质体培养以及诱导植株再生等问题的解决仍非易事,这严重制约了新的生物技术手段,如细胞工程和基因工程在藻类中的应用,也制约了海洋植物资源的开发利用,因此对藻类中激素的研究就显得十分必要和重要。已有的研究表明,藻类中激素的情况比较复杂,高等植物中已确定的激素有些可能在海藻中仍起激素作用,有些则不起作用(Bradley, 1991);还有可能某一激素在某些藻类中起作用,而在另一些藻中不起作用(Evans *et al.*, 1991)。另外,藻类可能以自己特有的激素来调节其生长发育(Jacobs, 1993),也可能与附生的微生物合作完成对其生长发育的调节(Nakanishi *et al.*, 1996)。目前可靠的激素分析技术,如 GC-MS, NMR 等已经建立。在生物试法的基础上,经气相色谱或高压液相色谱的分离、纯化,再通过 GC-MS 及 NMR 检测技术的分析检测,可以确定活性物质的化学结构,从而可以确定被检测物与已知激素的关系,或进一步分析其激素性质。高等植物的激素研究表明要确定某化合物的激素性质,必须满足下列部分或全部条件:(1)表现出生理效应的化合物应在其表现效应的部位被检测到;(2)如果除去产生这一化合物的部位,其生理效应消失;(3)当加入相应的已知激素后,生理效应恢复;(4)如果可以从植物中分离出反应体系(体外),化合物在分离体系中的生理效应与在体内状态时的效应相同;(5)在相似的生理现象中,该化合物都应该存在并参与调节这些生理现象;(6)使用该化合物后,应表现出特定的生理效应,以便生理效应与激素之间的关系能被明确证明;(7)对具有不同突变位点的品系突变株的生理效应是不同的。Evans 等(1991)认为,化合物具备了上述条件后,作为激素,还应具备分布广的特点。如果某化合物只存在于某一种藻中,而且只在这种藻中表现出生理效应,那么,这种化合物只是一种识别因子,而不是植物激素。

在藻类激素研究中,实验方法还需要作许多改进。首先,藻必须是无菌培养的,培养基的成分是已知的;另外,寻找和建立藻类自己的生物试法体系也是必要的。由于激素的作用主要与协调植物体各细胞、组织和器官间的生长平衡以及分化、发育有关,选择在形态和发育上越复杂的藻类作试材,就越可能成功地证明植物激素的调节作用。但许多大型海藻的无菌培养较困难,原因之一就是在于无菌条件下许多大型海藻无法正常生长,甚至死亡。这是一对矛盾,一方面由于调节机制不清楚,无法正常培养,而另一方面这种调节机制的研究需要正常培养的无菌藻体。也许就是在解决这对矛盾的过程中我们将逐渐了解和

掌握藻类中激素的性质和功能,从而实现对藻类生长发育的人为调控。

植物激素和生长调节物质在阐明植物的生理反应和生化调节机制的研究中很有价值。在高等植物的激素研究中,已选用激素生物合成突变体或激素调控的生理生化过程的突变体来证明激素的生理作用及生物合成等。但在藻类的研究中尚未找到合适的突变体供研究用,所以,筛选合适的突变体对研究者来说是一项重要任务。利用突变体,不仅可以证明某一物质的激素性质、生理作用、生化过程,而且通过分子生物学方法还可以探明其遗传基础。目前,国际上一些国家的研究人员正在进行这方面的工作。

五、结 语

藻类中植物激素的研究工作已积累了越来越多有价值的资料,取得了很好的进展。但要确立藻类的激素体系,探明其生长发育的调控机制,还需要进行大量的深入研究工作。当前的研究方向主要集中于:(1)研究方法的更新和突破;(2)对已知植物激素在藻类中功能的研究;(3)分离、鉴定具有生长发育调节功能的特殊物质,寻找藻类自己的“激素”。经过努力,期望能确定藻类(特别是经济藻类)的发育调控机制,实现对藻类生长发育的人工调控,为人类造福。

参 考 文 献

- 陈敏资等,1984,三十烷醇对海带产量及品质的影响,海洋湖沼通报,4:58—61。
- 陈敏资等,1987,三十烷醇对裙带菜产量的影响,水产科学,1:12—16。
- 姚南瑜等,1989,三十烷醇对海带的生长和生理活性的影响,水产学报,13(2):33—137。
- 侯和胜等,1997,油菜素内酯对单细胞藻生长和某些生理活性的影响。海洋与湖沼,28(4):371—375。
- Abe, H., et al., 1972, Isolation and identification of native auxins in marine algae, *Agr. Biol. Chem.*, 36: 2259—2260.
- Abe, H. et al., 1974, Isolation of phenylacetic acid and its p-hydroxy derivative as auxin-like substances from *Undaria pinnatifida*, *Agr. Biol. Chem.*, 38: 897—898.
- Ahmad, M. R. 1974, The effect of gibberellic acid, kinetin and indole-3-acetic acid on the growth of blue-green algae in culture, *Rev. Algol.*, 11: 154—160.
- Bentley-Mowat, J. A. et al., 1969, Effect of gibberellins, kinetin and other factors on the growth of unicellular marine algae in culture, *Bot. Mar.*, 12: 185—199.
- Bonneau, E. R., 1977, polymorphic behavior of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in axenic culture, *J. Phycol.*, 13: 133—140.
- Borowczak, E. et al., 1977, Effect of gibberellin and kinetin on the regeneration ability of *Fucus vesiculosus*, *J. Biol. Plant*, 19: 405—412.
- Bradley, P. M. et al., 1990, Some effects of plant growth regulators on tissue cultures of the marinered alga *Agardhiella subulata* (Gigartinales, Rhodophyta), *Hydrobiologia*, 204/205: 353—360.
- Bradley, P. M., 1991, Plant hormones do have a role in controlling growth and development of algae, *J. Phycol.*, 27:317—321.
- Buczek, J. et al., 1975, The influence of gibberellic acid and kinetin on the growth of *Scenedesmus quadricauda*, *Breb. Acta Soc. Bot. Pol.*, 44: 415—421.

- Buggeln, R. G. , 1981, Morphogenesis and growth regulators, In: The Biology of Seaweeds, Blackwell, Oxford, 627—660.
- Chen, L. C-M. , 1987, Protoplast morphogenesis of *Porphyra leucosticta* in culture, *Bot. Mar.* , 30: 399—403.
- Conrad, H. M. *et al.* , 1962, Growth substances, In: Physiology and Biochemistry of Algae, Academic Press, New York, 663—671.
- Crozier, A. *et al.* , 1969, Efficiency of countercurrent distribution, Sephadex G-10, and silicic acid partition chromatography in the purification and separation of gibberellin-like substances from plant tissue, *J. Exp. Bot.* , 20: 786—795.
- Davidson, F. F. , 1950, The effect of auxins on the growth of marine algae, *Am. J. Bot.* , 37: 502—510.
- Davies, P. J. , 1987, Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development, Martinus Nijhoff Publ., Dordrecht, 681.
- Dawes, C. J. , 1971, Indole-3-acetic acid in the green algal coenocyte *Caulerpa prolifera* (Chlorophyceae, Siphonales), *Phycologia* , 10: 375—379.
- Dworetzky, B. *et al.* , 1980, Effect of growth substances on “apical dominance” in *Sphacelaria furcigerak*, *J. Phycol.* , 16: 239—242.
- Evans, L. V. *et al.* , 1991, Is algal development controlled by plant growth substances? *J. Phycol.* , 27: 322—326.
- Featoney-Smith, B. C. *et al.* , 1984, Identification and seasonal variation of endogenous cytokinins in *Ecklonia maxima* (Osbeck) Papenf. *Bot. Mar.* , 27: 527—531.
- Fries, L. , 1975, Some observations on the morphology of *Enteromorpha linza* and *E. compressa* in axenic culture, *Bot. Mar.* , 18: 251—253.
- Fries, L. , 1988, *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) in axenic culture and its response to the endophytic fungus *Mycosphaerella ascophylli* and epiphytic bacteria, *J. Phycol.* , 24: 333—337.
- Furuya, M. *et al.* , 1983, Gibberellins in algae and higher cryptograms, In: The Biochemistry and Physiology of Gibberellins, Vol. 2, Praeger Publisher, New York, 189—220.
- Hamana, K. *et al.* , 1990, Polyamines of unicellular thermoacidophilic red alga *Cyanidium caldarium*, *Phytochem.* , 29: 377—380.
- Hirsch, R. *et al.* , 1989, Abscissic acid content of algae under stress, *Botanica Acta* , 102: 326—334.
- Hussain, A. *et al.* , 1973, Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria digitata* and *Ascophyllum nodosum*, *New Phytol.* , 72: 403—410.
- Ishiura, M. , 1976, Gametogenesis of *Chlamydomonas* in the dark, *Plant Cell Physiol.* , 17: 1141—1150.
- Jacobs, W. P. *et al.* , 1983, Effects of gibberellic acid on the rhizome and rhizoids of the algal coenocyte, *Caulerpa prolifera*, in culture, *Ann. Bot. N. S.* , 52: 39—41.
- Jacobs, W. P. , 1993, A search for some angiosperm hormones and their metabolites in *Caulerpa paspaloides*, *J. Phycol.* , 29: 595—600.
- Jaffe, L. , 1969, Localisation in the developing *Fucus* egg and the general role of localising currents, *Adv. Morphogen.* , 7: 295—328.
- Jennings, R. C. , 1968, Gibberellins as endogenous growth regulators in green and brown algae, *Planta* , 80: 34—42.
- Jennings, R. C. , 1969, Gibberellin antagonism by material from a brown alga, *New Phytol.* , 68: 683—688.
- Kefeli, V. I. *et al.* , 1984, Non-hormonal stimulators and inhibitors of plant growth and development, *Biol. Rev.* , 59: 273—288.
- Kentzer, T. *et al.* , 1980, Cytokinin-like activity in seawater and *Fucus vesiculosus*, *Biol. Plant* , 22: 218—225.
- Kim, J. *et al.* , 1985, Effect of plant hormone on the regeneration of *Myagropsis myagroides*, *Bull. Korean fish. Soc.* , 18: 271—277.
- Kozitskaya, V. N. , 1984, Phenolic compounds of algae and their physiological role (review), *Hydrobiol. J.* , 20: 54

- 63.
- Liu, X. W. *et al.*, 1991, Tissue culture of *Porphyra umbilicalis*. I. The effects of plant hormones on callus induction from tissue explants, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 517—522.
- Maier, I. *et al.*, 1986, Sexual pheromones in algae, *Biol. Bull.*, 170: 145—175.
- Mandava, N. B., 1988, Plant growth-promoting Brassinosteroids, In *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39: 23—58.
- Mishra, A. K. *et al.*, 1969, Developmental studies on the coenocytic alga, *Caulerpa sertularioides*, *J. Phycol.*, 5: 103—109.
- Nakanishi, K. *et al.*, 1996, Bacteria that induce morphogenesis in *Ulva pertusa* (Chlorophyta) grown under axenic conditions, *J. Phycol.*, 32: 479—482.
- Nowak, J. *et al.*, 1988, Auxin induced stress tolerance in algae, *Environmental Pollution*, 51: 213—218.
- Pantastico, J. B. *et al.*, 1971, Effects of gibberellic acid and indole-acetic acid on branching and akinete formation in *Cladophora* sp. and *Pithophora* sp., *Philipp. Agric.*, 54: 402—413.
- Pederson, M., 1968, *Ectocarpus fasciculatus*; marine brown alga requiring kinetin, *Nature*, 218: 776.
- Pothen, S. *et al.*, 1982, Effects of some growth regulators on the sporelings of *Dictyopteris australis* under laboratory, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 59: 31—37.
- Provasoli, L., 1958, Effect of plant hormones on *Ulva*, *Biol. Bull.*, 114: 375—384.
- Provasoli, L. *et al.*, 1964, Symbiotic relationship between microorganism and seaweeds, *Am. J. Bot.*, 51: 681.
- Provasoli, L. *et al.*, 1974, Vitamins and growth regulators, In *Algal Physiology and Biochemistry*, Blackwell Scientific Publ., Oxford, 741—787.
- Provasoli, L. *et al.*, 1980, Bacteria induced polymorphism in an axenic laboratory strain of *Ulva lactuca*, *J. Phycol.*, 16: 196—201.
- Ries, S. K. *et al.*, 1983, Triacantanol as a plant growth regulator, *Hortsciences*, 18: 654—662.
- Sembdner, G. *et al.*, 1985, Plant growth substances of plant and microbial origin, In: *Plant Growth Substances*, Springer-Verlag, Berlin, 139—151.
- Starr, R. C. *et al.*, 1974, Purification and characterization of the hormone initiation sexual morphogenesis in *Volvox carter* cf. *nagarsensis lyengar*, *Proc. Nat Acad. Sci. USA*, 71: 1050—1054.
- Tatewaki, M. *et al.*, 1983, Morphogenesis of *Monostroma oxyspermum* in axenic culture, especially in bialgal culture, *J. Phycol.*, 19: 409—416.
- Tietz, A. *et al.*, 1986, Identification of abscisic acid in a green alga, *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 181: 269—274.
- Tietz, A. *et al.*, 1989, Further investigations on the occurrence and the effects of abscisic acid in algae. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 184: 259—266.
- Ullrich, W. R. *et al.*, 1984, Effect of abscisic acid on nitrate uptake, respiration and photosynthesis in green algae, *Plant Sci. Lett.*, 37: 9—14.
- Vanden Driessche, T. *et al.*, 1988, *Acetabularia mediterranea* and ethylene: Production in relation with development, circadian rhythms in emission, and response to external application, *J. Plant physiol.*, 133: 635—639.
- Van Overbeek, J., 1940, Auxin in marine algae, *Pl. Physiol. Lancaster*, 15: 291—299.
- Waaland, S. D., 1986, Hormonal control of the processes leading to cell fusion in algae; a glycoprotein hormone from red algae, In *Plant Growth Substances*, Springer-Verlag, Berlin, 257—262.
- Wanger, J., 1970, Über die Wirkung des Äthylens auf *Nitzschia putrida*, *Protoplasma*, 70: 225—231.
- Yokota, T. *et al.*, 1986, *Plant Growth Substances*, Springer-Verlag, Berlin, 129.
- Zhang, W. *et al.*, 1993, The phytohormone profile of the red alga *Porphyra perforata*, *Bot. Mar.*, 36: 257—266.

ADVANCES IN RESEARCH ON PLANT HORMONES IN ALGAE*

Hou Hesheng, Wu Chaoyuan

(Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences)

ABSTRACT

It is generally conceded that the growth and development of higher plants is regulated by hormones. Auxins, cytokinins, gibberellins, abscisic acid, and ethylene have all been identified in plant tissues. These endogenously synthesized substances play a functional role in growth, development and morphogenesis of plants. It is of interest to know whether or not those chemicals were already present and functioned as hormones in the more primitive plants such as the algae. The present states of work on plant hormones in algae is reviewed in the paper. All available evidences show that tissues of some red, brown and green seaweeds do contain some recognized plant hormones and that seaweeds apparently use auxin and cytokinin as hormones. More work must be done to determine the hormonal function of gibberellin, abscisic acid and ethylene in algae. It was also emphasized in this paper that a number of improvements in experimental technique are required. For examples, sterile cultures, proper definition of experimental conditions, specific algal bioassays, some suitable hormonal biosynthesis mutants and appropriate algal systems, are prerequisites for comprehensive studies on plant hormones in algae.

* Contribution No. 3201 from Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences.