



藻类与植物生长物质

李敦海 刘永定 宋立荣 沈银武

(中国科学院水生生物研究所 武汉 430072)

ALGAE AND PLANT GROWTH SUBSTANCES

Li Dunhai, Liu Yongding, Song Lirong and Shen Yinwu

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词 藻类, 高等植物, 植物生长物质, 植物激素

Key words Algae, Higher plants, Plant growth substances, Plant hormones.

高等植物和藻类的发育之间具有相似性. 尽管藻类具有多样性, 但人们认为它们是比较高等植物低级的生物类群. 它们的形态比高等植物简单, 但多数的发育过程却是相似的^[1]. 如: 有复杂结构的分化, 也观察到了光周期现象. 墨角藻 (*Fucus*) 合子早期的发育与新受精的高等植物胚的发育有惊人相似之处. 在进化很好的细胞或分生组织的藻中也观察到了顶端优势, 并且剪除 *Ascophyllum* 的顶端则会导致侧枝的形成^[2]. 总之, 许多藻的发育存在着化学物质调节的可能性. 藻类中是否有与高等植物相同的植物激素, 它们是普遍存在于藻类中抑或只存在于某些藻中? 藻类的生长、发育和繁殖等是否受激素的调控, 若有激素调控, 这些激素是否相同于被子植物的激素、或是受其它生长物质的调控? 已鉴定出的藻类中的被子植物激素, 是藻类代谢的副产物, 还是藻类生长的调节物质? 单细胞藻类与激素的关系如何? 外源生长物质对藻类的生长发育有什么影响等, 这些问题都是在研究藻类与植物生长物质关系时必须考虑到的.

1 藻类中植物激素的鉴定方法

迄今为止, 对藻类激素研究的取材, 主要集中在褐藻、红藻和绿藻, 尤其是这些藻的大型体或连生体 (Coenocytes). 对单细胞藻类和原核藻类的研究甚少. 对藻类与植物激素的关系的研究主要有以下几个方面:

1) 利用生物检定法 (Bioassays) 判断藻类是否有生长物质. 生物检定所用的材料是高等植物. 通过检定的结果与高等植物激素的效应相类比, 判断藻类是否有高等植物激素或

类激素.其优点是知道了该藻提取物对高等植物的生物效应,但未能对引起该效应的物质作化学上的鉴定.

2) 运用物理化学鉴定法检测生长物质.现在多用气相色谱-质谱联用技术(GC-MS),它能够提供更确切的化学鉴定,因此比生物检定更为确定.但它不能象生物检定一样显示可能存在的其它未知生长调节物质,也不能显示生长物质的调节功能.物理化学鉴定技术还有气相色谱(GC),质谱(MS),高效液相色谱(HPLC)等.通常以气相色谱-质谱联用(GC-MS)的鉴定更为确切.另外还有核磁共振(NMR),亦能进行化学结构上的客观鉴定.其它高度灵敏的鉴定技术还有酶联免疫吸附技术(ELISA)等.

3) 外加高等植物的生长物质,以观察它们对藻类生长的影响.例如激素对大型海藻愈伤组织的诱导,对藻类生长、细胞分裂的调节作用;固氮蓝藻异形胞的激素影响等等.

4) 检测到的植物生长物质是否是藻类起源的.多数研究的取材来自野生、实验室培养或这些材料的提取物.众所周知,微生物能够合成所有五种植物生长物质的代表化合物作为次级代谢物.

2 藻类中是否有生长物质的研究

2.1 生长素

生物检定法发现^[3], *Nereocystis* 中亦存在有生长素(IAA).海藻提取物的生物检定研究发现^[4],孔石莼(*Ulva pertusa*),裙带菜(*Undaria pinnatifida*)具有生长素活性. Jacobs等^[5]利用生物检定法、高效液相色谱和毛细气相色谱-质谱技术,发现象雀稗蕨藻(*Caulerpa paspaloides*)中有 IAA,并对 IAA 进行了定量,其量与被子植物的相似.尽管用生物检定法发现许多藻类提取物具类 IAA 活性的报道,但以 IAA 计算的生长素的量,与高等植物相比是非常少的.但对藻类生长素的化学鉴定还很少. Jacobs^[6]利用毛细 GC-MS 技术和 HPLC,检测了紫菜(*Porphyra perforata*),发现它有 IAA 和结合态 IAA,并对它们进行了定量.

亦有相反的证据.在 10 种海藻中^[7],其中包括单细胞藻伞藻(*Acetabularia*),未能检测到 IAA.用燕麦胚芽鞘生物鉴定和吲哚-(γ -丙酮)荧光试验来检测蕨藻(*Caulerpa prolifera*)中是否有 IAA,得到负结果. Buggeln^[7]怀疑生长素不是藻类的内源调节物.他用 5 对在化学结构上相互为衍生物、生物学上一个有活性一个没有活性的人工合成化合物(如分别为 2,4-D 和 3,5-D)作用于翅藻(*Alaria esculenta*)的叶片.在高浓度时(10^{-3} mol/L),9 种测试的化合物抑制叶片的生长;较低浓度时($<10^{-3}$ mol/L)或有轻微的抑制作用,或者根本没有影响.这表明,该藻不能区别生长素和非生长素,缺少高等植物对生长素的特异性的识别机制. Buggeln 认为,翅藻属(*Alaria*)生长的内源控制过程没有生长素的参与.也有相关的生化资料支持这一观点.有报道,IAA 和 2,4-D 均未能结合到裸藻(*Euglena*)和囊裸藻属(*Trachelomonas*);舟形藻属(*Navicula*);角丝鼓藻属(*Desmidium*),鼓藻属(*Cosmarium*)和水绵属(*Spirogyra*)的明确的细胞部位上,而分离于玉米或大豆的这些细胞部位则结合有生长素和生长素运输抑制剂^[8]

这些报道仍不能让人相信藻类中没有 IAA,多数早期的研究没有计算在提取过程中 IAA 的损失. Jacobs 等^[5]在测定象雀稗蕨藻生长素含量时,用¹⁴C 标记的 IAA 作为分离过

程中计算 IAA 损失的内部标准,得到 IAA 的含量与被子植物的相似。

2.2 细胞分裂素

用 GC-MS 技术,在 *Ascophyllum-Fucus* 着床周围的海水里检测出了异戊烯腺苷^[9]。Seasol 是从褐藻 (*Durvillea potatorum*) 中提取的一种商用提取物,利用 GC-MS 技术,鉴定出它含有异戊烯腺苷,反式玉米素,二氢玉米素以及它们的核苷和葡糖苷衍生物^[10]。Zhang^[11]等用 GC-MS 技术,第一次从绿藻球状轮藻 (*Chara globularis*) 中测出异戊烯腺苷。用 GC-MS 技术,鉴定和定量了紫菜和马尾藻 (*Sargassum muticum*) 的细胞分裂素^[12]。这是从红藻中确切鉴定出细胞分裂素的第一例报道,在褐藻中为第二例。

有人报道^[13],异叶马尾藻 (*Sargassum heterophyllum*) 的繁殖性侧枝的类细胞分裂素水平,在生殖托发育开始时上升,随着生殖托的生长又降低。这表明细胞分裂素物质对生殖托的早期生长尤为重要。Zhang 等^[12]试图从刺松藻 (*Codium fragile*) 等 16 种藻中获取细胞分裂素,但未能成功。

所有的有关藻类具有细胞分裂素和类细胞分裂素物质的报道表明,这些物质的水平均很低。在检测藻类提取物是否有细胞分裂素之前应对其进行纯化。Zhang 等^[12]认为,绿藻和褐藻的提取物是最难进行纯化的,可能与存在大量的酚醛化合物有关。他们建议,对于今后绿藻和褐藻的研究,在溶剂提取后,立即再加一步 PVPP 层析,对它们还须用 Sephadex LH-20 进行层析,但红藻不需要。

2.3 脱落酸(ABA)

ABA 在高等植物中普遍存在。它与植物组织的衰老,脱落,休眠,对胁迫的反应等生理作用有很大的关系。藻类中也发现了脱落酸,它可能在藻类中也普遍存在。对数种褐藻进行莴苣下胚轴试验检测发现^[14],它们有类脱落酸生长物质。利用相同方法,发现 *Ascophyllum nodosum* 也具有 ABA 活性^[15]。对 *A. nodosum* 是否存在 ABA 和其含量的研究,是第一例运用质谱法鉴定大型海藻 ABA 的实例^[16]。Hirsch^[17]等对 64 个藻种进行了试验,这一研究发现,一些藻与高等植物一样,在胁迫条件下也积累 ABA。

2.4 赤霉素(GA)

对于 GA 这一类被子植物激素在藻类中是否存在,远不如对 IAA 的研究那样详细。外加激素水平的赤霉素(GA_3),能大大促进蕨菜假根的伸长和促进其假根的形成^[18]。但未能从蕨藻或其它藻中绝对地鉴定出 GA_3 ^[6]。使用被子植物进行生物检定,发现许多种藻具赤霉素活性。但还未对引起这些效应的物质进行化学鉴定。Jacobs^[6]利用莴苣下胚轴检定,发现绿藻象雀稗藻高效液相色谱的酸性乙酸乙酯级分的 1/3 具类赤霉素活性,然而,在数以千计的质子光谱检测中,却未能检测出赤霉素或其代谢产物。

2.5 乙烯

对藻类与乙烯的关系的研究很少。Maillard 等^[19]发现蓝藻和微藻能够产生乙烯。在藻类中也发现了乙烯生物合成的中间产物。Zhang 等^[20]用 GC-MS 技术对紫菜中乙烯的前体 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)进行了定量,并用加氘 ACC 作为定量的内部标准,发现其 ACC 水平为 $22.4 \mu\text{g/kg} \cdot \text{FW}$ 。雨生红球藻 (*Haematococcus pluvialis*) 乙烯生物合成的前体和高等植物的相同^[19],只是合成的最后一步的酶复合体——ACC 氧化酶——与高等植物不同。与高等植物成熟果实不同,在大量培养时,未能观测到红球藻乙烯生成

或呼吸的峰值。

2.6 藻类中的其它生长物质

Waaland^[21]发现,若藻丝体的一个居间细胞被杀死,在4-8小时内,就会形成一个新的细胞,从而替代那个死去的细胞。假根产生一种激素-红形素(Rhodomorphin),它可以使去顶端的藻丝生成一特化的修复芽细胞。实验表明,当红形素存在时,根尖生长而使修复细胞加长。这种物质是从太平洋凋毛藻(*Griffithsia pacifica*)中分离,并通过层析而纯化的。它是一种糖蛋白,分子量为14,000-17,500。Bradley^[22]认为,根形素是藻类特有的一种激素。而Evan^[1]则不这么认为,他仅把红形素看作为一种普通的糖蛋白,就如蔗糖对高等植物的微管组织形成、根分枝和根茎的形成具有作用一样,但蔗糖并不能称为一种激素。

有几种藻可以产生假根素(Rhizin)^[23]。假根素能引起墨角藻正在发育合子极性的定向。尽管这种物质的功能可以通过供给梯度的生长素而模仿,但很显然不是生长素本身的作用。

一些糖蛋白是团藻(*Volvox*)一些种的特异性的性激素即外激素(Pheromones)^[24]。这些物质可以分离和纯化,可使繁殖细胞分裂,致使新个体的形成。当置于纯化的激素中时,有性胚就开始形成,若无激素的存在或其浓度低于某一特定值,就会形成无性胚。另外,Callahan和Huskey^[25]获得了团藻*Volvox carteri*的突变株,当加入激素时,它会有不同的性发育模式。从广义上来说外激素是植物激素,但它们又是种特异性的,并且多数不能象红形素那样能促进生长和分化。

黑儿茶酸(Gambieric Acid--GA)是多醚(Polyether)类化合物。利用体外组织培养法发现^[26],内源产生的黑儿茶酸A能促进有毒黑儿茶藻(*Gambierdiscus toxicus*)的生长,表现为细胞的浓度变浓。该作者认为黑儿茶酸是此藻生长的内源加强剂(Enhancer)。

3 藻类中生长物质的产生来源

以上所述的研究,其材料多来自野外、实验室培养或这些材料的商用提取物。很少有用无菌的藻类材料的。微生物能合成所有五种植物生长物质的代表化合物作为次级代谢物^[27]。在经典的生物检定试验里,许多检测到的微生物产物能促进或抑制植物的生长。在动物体内也检测到了IAA和ABA。

在藻类中检测到的生长物质的真正起源值得探讨。因为这些物质还有可能部分的或全部的来自1)与其相关的或内共生的微生物,2)吸收于周围的水体或其它生境。Dreher等^[28]观察到,在筒泡藻(*Caulerpa simpliciscula*)的大液泡里有内共生细菌。Fries^[29]报道,*Ascomyllum nodosum*的无菌培养物在无外源生长调节物质供给时,将不能存活。培养物在有与其联生的细菌存在时,比没有时生长的要好。细菌(或真菌)可能为与其联生的藻体提供生长物质,进一步的可能性是,它们为藻体提供生长调节物质生物合成的前体^[1]。更为复杂的可能性是,存在具发育调节活性的物质,它(们)不属于经典的生长物质类群即是未定性的。当然,这些仍不能使我们否定藻类具生长物质的可能性。

即便这些生长物质是藻类内源合成的,但对其合成途径的研究报道很少。只见到一例报道,即前面提到的一些藻类中乙烯的合成^[20]。

4 外源植物激素对藻类的影响

通常认为,高等植物的组织分化、生长、顶端优势、细胞分裂等过程是由生长物质调节的.为了搞清楚藻类的这些过程是否由生长物质调控,藻类工作者们运用外源生长物质,观察它们对藻类生长发育的影响,以求与高等植物相类比.通过类比,发现一些大型海藻的分化也需要特殊化合物的调节.有人^[30]认为海藻的光周期和季节性的生长行为可能也受生长物质的控制.如果植物生长物质真的在藻类中起作用,那么外源地供给这些物质就应该会出现上述现象.

细胞分裂素在开花植物中起重要生理作用,但对它们在藻类中的作用却知之甚少.报道最多的是:细胞分裂素能促进生长,加速细胞分裂、再生和形态建成,它们能提高某些藻的叶绿素含量,增加蛋白质水平,诱导愈伤组织分化为不定胚等.de - Nys 等^[31]将巨藻(*Macrocystis pyrifera*)的叶片打成小圆片,用玉米素和异戊烯腺嘌呤处理,它们均能增加小圆片的半径和干重.细胞分裂素能大大加强无菌培养的 *A. nodosum* 苗的生长^[32].

Fries^[33]发现,螺旋墨角藻(*Fucus spiralis*)的无菌藻株若要正常生长需供以植物激素.生长素,羟基苯乙酸(OH-PAA)和 PAA 能诱导其分枝和加宽,并能促进小植株的生长和增加其重量.另外,在无菌化学纯的培养基中培养螺旋墨角藻的假根,发现 IAA, PAA 或 OH-PAA 均能促进其生长.小植株的生成成为特定浓度的 PAA, OH-PAA 或其它酚醛化合物所诱导^[34].生长素(NAA, IAA, 2, 4-D)能诱导昆布(*Ecklonia cava*)的愈伤组织形成不定胚^[35].对乙烯的报道很少,仅有一两例,但其效应微弱.

植物生长物质对藻类生长发育的影响也有协同作用.Provasoli^[36]发现,无菌的石莼(*Ulva lactuca*)幼体,在富营养海水中生长为非典型的丝状体,加入激动素和吲哚乙酸会增加藻丝体的长度,再加入赤霉素又会增加其长度.同时加入激动素和 IAA,就能得到正常扁平的叶状体. IAA 或 GA3 均能促进甘紫菜(*Porphyra tenera*)壳状体的生长.同时用,生长素和细胞分裂素的不同浓度处理培养的 *Pgadiella subalata*,在某些浓度下,与未处理的对照相比,被处理者的细胞分裂被激活了^[37].高浓度的细胞分裂素(如 0.1mg/l)常抑制培养物产生小植株.用甘油和生长素(IPA, IAA)、细胞分裂素处理江蓠某种(*Gracilaria errucosad*)的无菌培养外植体,若只加入甘油,则不能得到愈伤组织;在合适的浓度配比下以及 5.0mg/l DPU(二苯脲),能诱导愈伤组织的形成^[38].

赤霉素能抑制许多类型藻的生长^[39].细胞分裂素能促进一些海藻如墨角藻的分枝,但在一些海藻里就未能检测到甚至亦无抑制效应.ABA 抑制 *Petroglossum* 和昆布的形态建成和生长,但对这些属的其它种就未能观察到这些现象^[39].

虽然有很多外加激素对藻类影响的报道,但我们在得出结论前应考虑到,在加一种激素时,其效应是否有其它激素的参与(培养物已含有的,微生物产生的或培养物内源产生的).由于对藻类产生内源生长物质的确切位点不甚了解,就给我们排除内源激素的影响带来了麻烦.很少有对藻类组织内源激素进行精确定量的工作,这给研究者们用外源激素处理藻培养物选择用多大浓度时带来了不便.另外,还需对藻类的植物激素作用位点或受体进行研究,一些藻类不受植物生长物质的影响也许与其缺少激素的作用位点有关.

5 单细胞藻类、原核藻类(蓝藻)与植物生长物质

因为对单细胞藻类与植物生长物质的关系的研究较少,因而在这里把它们与其它藻类分开,单独讨论.从最早对被子植物激素的定义看,激素从产生到作用部位似乎有一个运输的过程,但它们也可以作用于产生它们的细胞或其附近,因而也不可轻易地排除单细胞藻的生长发育受激素调节的可能性. Evans^[1]认为,如果可以得到生长素或细胞分裂素对小球藻细胞周期的影响效应,则可以帮助设计实验,来阐明激素作用的机制.

但遗憾的是这方面的研究太少. Thiman 和 Beth^[40]发现生长素能促进单细胞藻伞藻柄的伸长和抑制其假根的生长. 生长素是在单细胞某些部分的生长和改变其形状之间起分化作用. 这与高等植物中生长物质的作用相似. 更为重要的是,产生生长素的细胞的发育也受生长素的调节,这亦与高等植物的相似. Torre^[41]用三种不同浓度的激动素处理蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*),发现对照和激素处理的培养物随着时间的进程,它们的光密度,干重是相同的. 但激素处理的培养物其细胞数量在培养的第一天明显比对照多. 激动素的效应只限于前六天. 低浓度激动素处理的培养物细胞内的磷含量降低,作者认为是磷有较大的外流或是细胞失去吸收离子的能力. 由此可见,单细胞藻的生长发育以及其它的生理过程,也可能有植物生长物质的参与.

与单细胞藻一样,对原核藻类—蓝绿藻和生长物质的关系研究得很少. 蓝绿藻又称蓝细菌,但它们不仅仅是一类具叶绿素、能进行光合作用的细菌. 它们多数亦具有复杂的形态,在发育过程中也有细胞的分化. 除了其它一些因子外(如光,温度,营养物质和维生素等),或许其形态建成,细胞分化,繁殖细胞的形成以及细胞分裂等过程,也有生长物质的调节.

Gupta^[42]曾报道蓝藻有促长物质. 用坑形席藻(*Phormidium foreolarum*)的提取液浸种和喷雾水稻、玉米和小麦,能促进种子发芽、生长和增加产量以及提高种子蛋白质的含量. 在固氮蓝绿藻栖藓筒孢藻(*Cylindrospermum muscicola*)中发现了类生长素物质^[43],生物检定发现,它能刺激水稻秧苗根的生长. 王少梅^[44]等用固氮蓝藻提取液浸种春小麦,能促进种子萌动、提高种子萌发率、促进种子根和芽的生长,促进植株分蘖,增加蘖数,提高成穗率及种子蛋白质含量等.

但对蓝藻促长物质化学上的确切鉴定,目前尚无首例.

蓝藻的生长发育是否受外源植物激素的影响呢? Smith 等^[45]报道,在念珠藻 *Nostoc* 6720 培养基中,不供给硝酸盐而加以 ABA,异形胞分化的促进则依赖 ABA 的剂量. 作者认为,ABA 是 *Nostoc* 6720 中 Ca^{+2} 的拮抗剂. ABA 超过最适浓度(诱导异形胞生成最快时的浓度)时($1\mu\text{mol/L}$),其诱导异形胞分化的效应下降可能反映了膜功能的紊乱. 沈银武等^[46]将生长素类似物 2,4-D 施之于鱼腥藻(*Anabaena azotica* 686), *Anabaena* HB 1042 等,发现它能提高藻体的蛋白质和叶绿素含量,促进增殖. 这些说明,尽管不是普遍的证据,植物生长物质也能影响蓝藻的生长发育.

对蓝藻生长物质的研究还远远不够. 作为原核藻类,即使存在有生长物质,这些生长物质是否和真核植物的相同呢? 它们对蓝藻生长发育作用的机理是否和高等植物或其它真核藻类的相似? 还是有其特有的作用机理? 这些都值得探讨.

6 展望

对于今后藻类与生长物质关系的研究,应当注意从以下几个方面入手:

- 1) 尽量以化学纯培养基和无菌培养物研究藻类与生长物质之间的关系,并对藻类生长物质多作一些定量的工作;
- 2) 找出产生藻类可能存在的内源生长物质的位点,切除此位点,观察藻类的生长发育,或外加生长物质看能否恢复内源生长物质的效应,能否获得一些不产激素的突变株,观察外源激素对其生长发育的影响等;
- 3) 对于一些未能发现高等植物激素的藻类,试图去发现对其生长发育起调节作用的物质,尽管这种(些)物质可能是其特有的;
- 4) 探求植物生长物质对藻类生长发育、细胞分化和组织诱导等生物学过程的作用机制,如受体的研究,激素的协同作用等;
- 5) 对藻类中植物激素的起源,还应该从其合成途径方面多作些深入的研究工作;
- 6) 加强对单细胞藻和蓝藻的研究工作。

参 考 文 献

- [1] Evans L, Trewavas A. Is algal development controlled by plant growth substance? *J. Phycol.*, 1991, 27:322-326
- [2] Moss B. Meristems and growth control in *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. *New Phytol.*, 1970, 69: 253-260
- [3] Van Overbeek J. Auxin in marine algae. *Physiol. Lancaster*, 1940, 15:291-299
- [4] Abe H, Uchiyama M, Sato R. Isolation and identification of native auxins in marine algae. *Agric. Biol. Chem.*, 1972, 36:2259-2260
- [5] Jacobs W P, Falkenstein K, Hamilton, R H. Nature and amount of auxin in algae: IAA from extracts of *Caulerpa paspaloides* (Siphonales). *Pl. Physiol.*, 1985, 78:844-848
- [6] Jacobs W P. A search for some angiosperm hormones and their metabolites in *Caulerpa paspaloides* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 1993, 29:595-600
- [7] Buggeln R G. Auxin, an endogenous regulator of growth in algae? *J. Phycol.*, 1976, 12:355-8
- [8] Leopold A C, Thomson K. The banding of naphthylphthalamic acid and morphactins in relation to auxin transport in corn coleoptiles. *Plant Physiol.*, 1973, 51(suppl.): 66-73
- [9] Pedersen M. Identification of a cytokinin, 6-(3-methyl-2-butenylamino) purin, in seawater and effect of cytokinins on brown algae. *Physiol. Plant.*, 1973, 28:101-105
- [10] Tay S A B, Macleod J K, Palni L M S et al. Detection of cytokinins in a seaweed extract. *Phytochemistry*, 1985, 24: 2611-2614
- [11] Zhang W, Yamane H, Takahashi N et al. Identification of cytokinins in the green alga *Chara globularis*. *Phytochemistry*, 1989, 28:337-338
- [12] Zhang W, Chapman D J, Phinney B O. Identification of cytokinins in *Sargassum muticum* (Phaeophyta) and *Porphyra perforata* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, 1991, 27:89-91
- [13] Mooney P A, Van Staden J. Seasonal changes in the levels of endogenous cytokinins in *Sargassum heterophyllum*. *Bot. Mar.*, 1984, 27:437-442
- [14] Hussain A, Boney A D. Hydrophilic growth inhibitors from *Laminaria* sp. and *Ascophyllum nodosum*. *New Phytol.*, 1973, 72:403-410
- [15] Kingman A R, Moore J. Isolation, purification and quantitation of several growth regulating substances in *Ascophyll-*

- lum nodosum* (Phaeophyta). *Bot. Mar.*, 1982, **25**:149 - 153
- [16] Boyer G L, Dougherty S S. Identification of abscisic acid in the seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Phytochemistry*, 1988, **27**:1521 - 152
- [17] Hirsch R, Hartung W, Gimpler H. Absciscic acid content of algae under stress. *Bot. Acta.*, 1989, **102**:326 - 334
- [18] Jacobs W P, Davies W. Effects of gibberellic acid on the rhizome and rhizoids of the algal coenocyte, *Caulerpa prolifera*, in culture. *Ann. Bot.*, 1983, **52**:39 - 41
- [19] Maillard P, Thepenier C, Gudin C. Determination of an ethylene biosynthesis pathway in the unicellular green alga, *Haematococcus pluvialis*. Relationship between growth and ethylene production. *J. Appl. Phycol.*, 1993, **5**:93 - 98
- [20] Zhang W, Yamane H, Chapman D J. The phytohormone profile of the red alga *Porphyra perforata*. *Bot. Mar.*, 1993, **36**(3):257 - 266
- [21] Waaland S D. Hormonal control of the processes leading to cell fusion in algae: a glycoprotein hormone from red algae. In Bopp, M. [Ed.] *Plant Growth Substances*. Springer-verlag, Berlin, 1985, 257 - 262
- [22] Bradley P M. Plant hormones do have a role in controlling growth and development in algae. *J. Phycol.*, 1991, **27**: 317 - 321
- [23] Jaffe L. Localization in the developing *Fucus* egg and the general role of localizing currents. *Adv. Morphogen.*, 1969, **7**:295 - 328
- [24] Starr R C, Jaenicke L. Purification and characterization of the hormone initiating sexual morphogenesis in *Volvox carteri* f. *nagarigensis* Iyengar. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 1974, **71**:1050 - 1054
- [25] Callahan A M, Huskey R J. Genetic control of sexual development in *Volvox*. *Devel. Biol.*, 1980, **80**:419 - 35
- [26] Sakamoto B, Nagai H, Hokama Y. Stimulators of *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae) growth: the possible role of gambieric acid - A as an endogenous growth enhancer. *Phycologia*, 1996, **35**(4):350 - 353
- [27] Sembdner G, Gross D. Plant growth substances of plant and microbial origin. In Bopp, M. [Ed.] *Plant Growth Substances* Springer-verlag, Berlin. 1985, 139 - 151
- [28] Dreher T W, Grant B R, Wetherbee R. The wound response in the siphonaceous alga *Caulerpa simpliciuscula* C. Ag.: fine structure and cytology. *Protoplasma*, 1978, **96**:189 - 203
- [29] Fries L. *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta) in axenic culture and its response to the endophytic fungus *Mycosphaerella ascophylli* and epiphytic bacteria. *J. Phycol.*, 1988, **24**:333 - 337
- [30] Luning K, tom Dick I. Environmental triggers in algal seasonality. *Bot. Mar.*, 1989, **32**:389 - 397
- [31] de - Nys R, Jameson P E, Brown M T. The influence of cytokinins on *Macrocystis pyrifera*. *Bot. Mar.*, 1991, **34** (6):465 - 467
- [32] Fries L. Formation of filaments and single cells by the activity of the meristoderm of axenic *Ascophyllum nodosum* (Fucaceae, Phaeophyta). *Phycologia*, 1991, **30**(3): 310 - 313
- [33] Fries, L. Growth regulating effects of phenylacetic acid and phydroxy phenylacetic acid on *fucus spirals* L. (Phaeophyceae, Fuceles) in axenic culture. *Phycologia*, 1977, **16**:451 - 455
- [34] Fries L. Induction of plantlets in axenically cultivated rhizoids of *fucus spirals*. *Can. J. Bot.*, 1984, **62**:1616 - 1620
- [35] Kawashima Y, Tokuda H, Kominami H. The effects of plant hormones on the induction of adventitious embryos from calluses of a brown algae, *Ecklonia cava* (Laminariales). *Oceanis - Doc. Oceanogr.*, 1991, **18**(1):234 - 239
- [36] Provasoli L. Effect of plant hormones on *Ulva*. *Biol. Bull.*, 1958, **114**:375 - 384
- [37] Bradley P M, Cheney D P. Some effects of plant growth regulators on tissue cultures of the marine red alga *Agardhiella subulata* (Gigartinales, Rhodophyta). *Hydrobiologia*, 1990, **204/205**:353 - 360
- [38] Kaczyna F, Megnet R. The effects of glycerol and plant growth regulators on *Gracilaria verrucosa* (Gigartinales, Rhodophyceae). *Hydrobiologia*, 1993, **286**(1): 57 - 64
- [39] Evans M L. Functions of hormones at the cellular level of organization. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Se-

- ries, [Ed.] by Scott, T. K. Vol. 10. Springer-Verlag, Berlin, 1984, 23 - 80
- [40] Thimann K V, Beth K. Actions of auxins on *Acetabularia* and the effect of enucleation. *Nature (Lond.)*, 1959, **183**: 946 - 948
- [41] Torre L, I - de - la. Kinetin effect on growth of *Chlorella pyrenoidosa* (Chlorophyta) and its relation with phosphorus content. *Physis - B.*, 1987, **45**(108):1 - 7
- [42] Gupta A B, Kushawaka A S. Studies on the effect of *Phormidium foveolarum* extract on the growth and yield of *Triticum aestivum*. In *Taxonomy and Biology of Blue-green algae*, [Ed.] by Desikachary, T. V. Printed in India by The Bangalore Press, 1972, 387 - 390
- [43] Venkataraman G S, Neelantan S. Effect of the cellular constituents of the nitrogen fixing blue-green alga *Cylindrospermum muscicola* on the root growth of rice plants. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 1976, **13**:53 - 61
- [44] 王少梅等. 固氮蓝藻促生长物质处理春小麦的研究. *水生生物学报*, 1991, **15**(1):45 - 51
- [45] Smith R J, Hobson S, Ellis I. A phytohormone effect on heterocyst differentiation in *Nostoc* 6720. In: (by Rogers L J., Gallon J R, Ed.) *Biochemistry of the Algae and Cyanobacteria*, 1989, **28**:234 - 235
- [46] 沈银武等. 2, 4 - D 对鱼腥藻增殖的效应. *武汉植物学研究*, 1991, **9**(3):259 - 262