

藻类植物激素研究进展

汪芳俊, 侯赛男, 徐年军, 孙雪*

宁波大学海洋学院, 浙江省海洋生物工程重点实验室, 浙江宁波315211

摘要: 藻类植物激素与高等植物中激素作用类似, 但其合成和代谢调控等与高等植物又不完全相同。近些年来, 随着藻类经济价值的提升和日益广泛的应用, 对藻类植物激素的关注和研究也逐渐增多。本文总结了近年来藻类植物激素相关的研究成果, 分别对生长素、细胞分裂素、脱落酸、水杨酸、茉莉酸类物质以及油菜素甾醇等植物激素的生物合成、检测及生理作用等进行了阐述, 并提出了藻类植物激素今后研究的可能发展方向。

关键词: 植物激素; 藻类; 生物合成; 检测; 生理作用

Research Progress on the Phytohormone in Algae

WANG Fang-Jun, HOU Sai-Nan, XU Nian-Jun, SUN Xue*

School of Marine Sciences, Ningbo University, Key Laboratory of Marine Biotechnology of Zhejiang Province, Ningbo, Zhejiang 315211, China

Abstract: The physiological effects of phytohormones in algae are similar to those in higher plants, while biosynthesis and regulation of phytohormones between algae and higher plants are somewhat different. Recently, with the promotion of economic value and the increasingly wide application of algae, attention and research on the algal phytohormones have also gradually increased. This paper reviews the recent research results on plant hormones in algae, including biosynthesis, detection and physiological function of auxins, cytokinins, abscisic acid, salicylic acid, jasmonates and brassinosteroids. Moreover, the possible development directions of plant hormone research in algae are proposed.

Key words: phytohormone; algae; biosynthesis; detection; physiological function

植物激素(phytohormone或plant hormone)是植物体产生的对其生长发育、代谢、环境应答等生理过程产生重要调控作用的微量代谢产物。植物激素在极低浓度下就会有明显的生理效应, 可调控植物生命活动的一系列过程, 包括细胞分裂和延伸、气孔调节、光合作用、蒸腾作用、离子吸收和运输、叶的起始、花和果实的发育, 以及衰老过程和抗逆等(Ashraf等2010)。植物激素种类繁多, 包括生长素(auxins)、赤霉素(gibberellins, GA)、细胞分裂素(cytokinins, CTK)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和乙烯(ethylene, ET)这5种经典植物激素, 以及水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸类物质(jasmonates, JAs)、油菜素甾醇(brassinosteroids, BR)、多胺(polyamines, PA)和三十烷醇(triacontanol, TRIA)等新型植物激素。

在陆地植物中, 植物激素的微量测定、代谢与信号途径突变体的分离鉴定、激素合成及代谢途径中关键酶及其基因、激素受体和信号传递因子的发现等, 都极大地推动了植物激素的研究进

程。现已初步阐明了植物激素的合成、代谢途径、信号通路及其调节机制等(许智宏和薛红卫2012)。相比于高等植物, 藻类植物激素的相关研究开展得较晚(Evans和Trewavas 1991; Bradley 1991), 主要集中在藻类激素的检测方法及其在藻类中的作用等方面, 而关于藻类植物激素的代谢途径、激素间的相互作用等方面的研究还比较少(Tarakhovskaya等2007)。

下面我们对藻类植物激素的生物合成、检测方法及生理作用等研究进展进行总结。

1 生长素(Auxins)

生长素是最早被发现的一类植物激素, 其化学本质是吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)。

收稿 2015-07-29 修定 2015-10-14

资助 国家自然科学基金(41276122和41376151)、国家教育部博士点博导基金(20123305110002)和宁波大学学科项目(xk1141053)。

* 通讯作者(E-mail: sunxue@nbu.edu.cn; Tel: 0574-87600170)。

此外, 苯乙酸(phenylacetic acid, PAA)、吲哚-3-丁酸(indole-3-butyric acid, IBA)、5-羟基吲哚-3-乙酸(5-hydroxyindole-3-acetic acid, 5-H-IAA)、萘乙酸(naphthalic acid, NAA)等也是植物体内常见的生长素类似物。生长素是一类重要的生长促进剂, 在植物细胞、组织和器官的分化、生长及植物与环境间的信息交流中发挥着重要的作用。

1.1 生长素的合成

在藻类植物基因组中, 研究者们发现其存在着与高等植物中相同或类似的生长素生物合成过程的基因序列。De Smet等(2011)对几种绿藻的基因组进行比较研究, 发现单细胞绿藻中存在AUX1/类AUX1和P-糖蛋白/ATP-结合盒亚族B-依赖的转运蛋白等生长素合成的关键成分, 而且在进化关系中靠近陆地植物的扭鞘藻门(*Streptophyta*)中存在部分AUXIN响应因子和/或AUXIN/3-吲哚乙酸蛋白和类针形蛋白。这些发现表明生长素响应机制和传输机制至少有一部分已经在植物移到陆地之前就存在了。褐藻长囊水云(*Ectocarpus siliculosus*)基因组中存在与高等植物类似的IAA合成同源基因, 但基因芯片分析结果表明在不同的形态突变体中生长素诱导基因*EsGRP1*的表达与细胞的分化成反比, 暗示着在长囊水云中生长素的作用与陆地植物中其对细胞分化定位和细胞信号途径诱导作用有所不同(Le Bail等2010)。

1.2 生长素的检测

目前植物激素的检测方法主要有生物检测法、酶联免疫法、纸层析、薄层层析、气相色谱(GC)、高效液相色谱(HPLC)、气相色谱-质谱联用(GC-MS)和高效液相色谱-质谱联用(LC-MS)等(黄冰心等2001; Wang等2014)。生长素在藻类中分布广泛, 但其在藻体内含量极低, 且性质不稳定, 对光、温度等外界条件敏感, 因此需要有效的方法来进行检测。

不同方法检测的生长素含量存在着一定的差异。利用荧光光度分析法检测中国东海岸16种海藻体内的IAA含量范围为1.1~46.9 ng·g⁻¹ (FW), 而用小麦胚芽鞘切段生物分析法检测的IAA含量范围为5.3~110.2 ng·g⁻¹ (FW) (Han 2006)。蔡西粟等(2011)用GC-MS方法检测了大型海藻龙须菜(*Gracilariopsis lemaneiformis*)中包括IAA在内的5

种植物激素含量, 其方法的检出限为0.010~0.025 mg·L⁻¹。Li等(2007)运用HPLC确定了海带(*Laminaria japonica*)中IAA含量为90~95 ng·g⁻¹ (FW)。不同藻类或藻体不同部位IAA含量存在着一定的差别, 如我国东海岸褐藻IAA含量最低, 而红藻IAA含量最高(Han 2006)。

1.3 生长素的生理作用

生长素通过调控细胞的伸长与分化来促进高等植物的生长。在藻类中, 生长素也可以促进细胞的生长和分裂。斜生栅藻(*Scenedesmus obliquus*) 在含10⁻⁵ mol·L⁻¹ IAA的培养液中生长最快, 比对照增长1.9倍(Salama等2014)。研究表明1.0 mg·L⁻¹ IAA对枝鞘藻(*Oedocladium* sp.)生长的促进效果最佳, 生长量比对照组提高了44.34% (杨凯和史全良2009)。生长素类物质还参与对枝轮藻(*Chara contraria*)生殖细胞微管组织的解聚和组装过程, 并且对枝轮藻对内源性IAA比对人工合成的 α -NAA更加敏感(Jin等2008)。

生长素还可以调节藻体内蛋白、光合色素和脂类代谢物等的积累, 并影响藻类的抗氧化能力等。在含10⁻⁸ mol·L⁻¹ IAA培养液中培养的斜生栅藻的碳水化合物和蛋白含量最高(Salama等2014)。外施10⁻⁴ mol·L⁻¹的IAA可以提高普通小球藻(*Chlorella vulgaris*)中软脂酸和硬脂酸含量, 显著降低亚油酸和 α -亚麻酸含量(Jusoh等2015a)。添加0.2 mg·L⁻¹ NAA使钝顶螺旋藻(*Spirulina platensis*)超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)比活力提高了3.47倍, 而1.6 mg·L⁻¹ NAA使极大螺旋藻(*S. maximum*)胞内蛋白含量提高了66.7% (陈颖等2009)。

2 细胞分裂素(CTK)

细胞分裂素是腺嘌呤的衍生物, 根据N⁶位置取代侧链基团的结构, 可将细胞分裂素分为类异戊二烯形式细胞分裂素和芳香族形式细胞分裂素。类异戊烯类细胞分裂素包括异戊烯基腺嘌呤(isopentenyladenine, iP)、反式玉米素(*trans*-zeatin, *tZT*)、激动素(kinetin, KT)、顺式玉米素(*cis*-zeatin, *cZT*)和二氢玉米素(dihydrozeatin, *dZT*)等。芳香族细胞分裂素在植物体内含量极微, 6-苄基腺嘌呤(6-benzyl adenine, 6-BA)是芳香族形式的细胞分裂素。此外还有一些不具有腺嘌呤结构被称为苯基

脲类型的细胞分裂素, 包括噻重氮苯基脲(thidiazuron, TDZ)、*N,N'*-二苯基脲(*N,N'*-diphenylurea, DPU)等。

2.1 细胞分裂素的检测

细胞分裂素种类繁多, 在不同藻种中不同种类的细胞分裂素含量差别很大。Hussain等(2010)运用超高效液相色谱-电喷雾串联质谱方法检测了5种蓝藻*Anabaena* sp.、*Oscillatoria* sp.、*Phormidium* sp.、*Chroococcidiopsis* sp.和*Synechosystis* sp.中的*cZT*、*tZT*、玉米素核苷、二氢玉米素核苷、玉米素糖苷的含量。Yokoya等(2010)先后利用固相萃取、免疫亲和层析以及LC-MS对11种红藻中的植物激素进行鉴定和定量, 结果显示所有藻中都检测到如*iP*、*cZT*、*tZT*等类异戊二烯类细胞分裂素, 而6-BA等芳香族细胞分裂素则没有检测到; 在9种藻内检测到低含量的*dZT*及其代谢产物。Stirk等(2009)研究表明*iP*和*cZT*及其核苷和核苷酸共轭物是裂片石莼(*Ulva fasciata*)和网地藻(*Dictyota humifusa*)中主要存在的细胞分裂素, 而*tZT*、*dZT*及芳香族细胞分类素的浓度则很低。

不同培养方式也会影响到细胞分裂素含量, 在14 h(光)/10 h(暗)光暗周期和加葡萄糖连续黑暗条件下, 微小小球藻(*C. minutissima*)内源性CTK含量均增加, 其中在光暗培养条件下CTK增加更显著, 而在连续黑暗条件下培养藻的CTK含量不增加(Stirk等2014)。

2.2 细胞分裂素的生理作用

DPU、ZT、KT和6-BA这4种细胞分裂素不仅可以提高普通小球藻的细胞数、叶绿素、类胡萝卜素、单糖和乙醇酸的含量, 还可以增强碳代谢酶和氮同化酶的活性; 但普通小球藻对不同细胞分裂素的敏感性不同, 其对DPU最敏感, 其次是ZT, 再次是KT, 最不敏感的是6-BA (Piotrowska和Czerpak 2009)。Raposo和Morais (2013)研究发现KT和2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 2,4-D)对雨生红球藻(*Haematococcus pluvialis*)和盐生杜氏藻(*Dunaliella salina*)的生长具有促进作用, 两种藻的最大生长速率分别比对照高出320%和410%。

3 脱落酸(ABA)

脱落酸参与了植物多种生理反应的调节, 其作用贯穿了从种子萌发到生殖发育的植物生命周

期的多种过程; 同时, 脱落酸在植物适应各种环境胁迫如干旱和高盐等中也起了关键作用(Miyakawa等2012)。

3.1 脱落酸的检测与合成

正常条件下, 藻类中的ABA含量从7~34 nmol·kg⁻¹ (FW), 远远低于高等植物中ABA的平均水平(Hartung 2010)。不同藻类的ABA含量不同, 如Stirk等(2009)用LC-MS方法进行3种植物激素含量的分析, 结果表明南非罗基湾的大多数裂片石莼样品中的内源ABA含量要高于褐藻门的网地藻(*Dictyota humifusa*)。

尽管藻类中ABA合成途径仍不清楚, 其生物合成信息相当零碎, 但在藻类中也发现高等植物中参与ABA合成过程酶的同系物, 因此推测藻类ABA合成与高等植物中相似(Kiseleva等2012)。在小球藻(*C. variabilis*) NC64A基因组中检测到5种拟南芥ABA相关基因的同源序列(Blanc等2010)。生物信息学分析等表明通常在高等植物中ABA的生物合成途径在莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)中完全存在, 但在原核蓝藻集胞藻(*Synechocystis*)中却不完全(Yoshida 2005)。

3.2 脱落酸的生理作用

ABA可以促进藻类的生长, 但其促生长作用不如其它激素。将5种植物激素加到莱茵衣藻培养液中, 最适作用浓度(10.0 mg·L⁻¹)的ABA可以将莱茵衣藻生物量提高54%, 而最适浓度(1.0~3.0 mg·L⁻¹)的IAA、GA、KT和TRIA, 可将莱茵衣藻生物量提高61%~69% (Park等2013)。但ABA在抗逆性方面具有强大作用。大多数胁迫条件如盐度、氮缺乏、热、干旱和光照等都可以引起藻类ABA含量增加(Kiseleva等2012)。并且与茎叶植物10~20倍的增长量相比, 藻类中胁迫依赖的ABA的生物合成量只增加2~5倍(Hartung 2010)。龙须菜愈伤组织分化过程中, 几种内源激素含量都发生改变, 尤其是ABA的积累与高等植物在逆境胁迫中表现相同(樊扬和李芻芷2000)。ABA虽然可以诱导莱茵衣藻中的抗氧化反应以清除活性氧自由基, 但并不能诱导特异性应答反应来减缓水分胁迫压力(Yoshida 2005)。

4 水杨酸(SA)

水杨酸是植物体内的一种小分子酚类物质, 又名邻羟基苯甲酸。水杨酸在调节高等植物的生

命活动过程中发挥了重要作用,如营养生长、光合作用、呼吸作用、生热作用、花的形成和种子产生等多种过程(Rivas-San Vicente和Plasencia 2011)。

4.1 水杨酸的合成

植物体内有两条SA合成途径:一是由苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)催化形成肉桂酸的途径;另一条是由异分支酸合成酶(isochorismate synthase, ICS)催化形成异分支酸的途径(Chen等2009)。但Collén等(2013)对大型红藻皱波角叉菜(*Chondrus crispus*)基因组进行分析表明该藻中存在莽草酸和分支酸利用途径的大多数酶,但缺少植物水杨酸合成途径PAL等关键酶。

4.2 水杨酸的生理作用

在低等的藻类植物中,水杨酸对藻类生长及其代谢合成等也具有重要的调控作用。水杨酸能够促进藻类的生长,影响蛋白质和光合色素等积累。 $10^{-4} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA能使普通小球藻细胞数增加40%,并且提高了其核酸含量、蛋白含量、叶绿素含量、类胡萝卜素含量和净光合速度,但更高浓度的SA会抑制光合作用关键酶—RuBP羧化酶的活性(Czerpak等2002)。 $10.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ SA使龙须菜的相对生长速率增长了26.3%,并促进了龙须菜中脯氨酸、SOD、藻红蛋白、 Ca^{2+} 和 K^{+} 等含量及叶绿素荧光参数等的增加(王俏俏等2013)。SA可以刺激四尾栅藻(*S. quadricauda*)叶绿素含量升高,对可溶性蛋白和总可溶性酚含量没有影响(Kováčik等2010)。 $1.0\times 10^{-3}\sim 3.0\times 10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理后蛋白核小球藻Rubisco活化酶和Rubisco小亚基基因表达量降低,可能与所用浓度过高有关(邓意龙等2012)。

水杨酸对雨生红球藻的生长及其类胡萝卜素含量也具有重要影响。高政权等(2007)研究表明 5.0 和 $10.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ SA能明显促进雨生红球藻中虾青素的积累。Raman和Ravi (2011)研究表明 $10^{-4} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA可使雨生红球藻细胞密度达到最大值,并可使虾青素的含量提高6.8倍;而高浓度的SA($5.0\times 10^{-4} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$)能显著降低雨生红球藻的生长速度,但可使SOD活性提高3.3~4.5倍,使抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性提高7.1~15.5倍。此外, 25.0 和 $50.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA可提高雨生红球藻中8种类胡萝卜素基因的转录表达(Gao等2012a)。Meng等(2006)

在雨生红球藻中发现虾青素合成的关键酶— β -胡萝卜素酮化酶基因的5'上游侧翼序列中存在水杨酸调控相关的顺式反应元件。因此外施一定浓度的SA可调控该作用元件的开启,从而刺激这两个关键酶在雨生红球藻中大量表达。

除了调控藻类生长及其代谢产物,SA还具有对抗不利环境胁迫的能力。 $10.0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ SA可以提高 $33 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 培养龙须菜的生长、藻胆蛋白含量和抗氧化酶活性,从而缓解高温胁迫对龙须菜的不利影响(朱招波等2012)。添加 $10^{-4} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA后,高温培养的浒苔(*Ulva prolifera*)中锰超氧化物歧化酶(Mn-SOD)和过氧化氢酶(CAT)基因表达量分别提高为对照组的2.08倍和5.30倍(范美华等2014)。在抗低温方面, $5.0\times 10^{-4} \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA可以明显提高菊花江蓠(*Gracilaria lichevoides*)耐低温胁迫的能力(范皖苏等2011)。

5 茉莉酸类物质(JAs)

茉莉酸类物质是一类脂肪酸的衍生物,包括茉莉酸(jasmonic acid, JA)、茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MJ或MeJA)、茉莉酸异亮氨酸(jasmonic acid-isoleucine, JA-Ile)等。JA和MJ是茉莉酸类物质的主要代表。JAs参与了植物生长发育的各个过程,还可启动植物体内抗病防御基因的表达,激发植物的诱导系统抗性从而来参与病原菌及机械伤害等诱导的抗病反应。

5.1 茉莉酸类物质的检测

茉莉酸类物质在低等藻类植物中广泛存在,如绿藻门的杜氏藻属(*Dunaliella*)和小球藻属(*Chlorella*)、红藻门的石花菜属(*Gelidium*)和龙须菜属(*Gracilariaopsis*)、裸藻门的裸藻属(*Euglena*)、蓝藻门的螺旋藻属(*Spirulina*)等已检测出存在茉莉酸类植物激素(Tarakhovskaya等2007;蔡西栗等2011)。研究表明在网地藻(*D. dichotoma*)、束枝水云(*Ectocarpus fasciculatus*)、墨角藻(*Fucus vesiculosus*)和海带(*Saccharina latissima*)等7种褐藻中未检测到JA,也没有证据显示JA和MJ参与了褐藻的化学防御体系(Wiesemeier等2008)。相似结果在红藻中也有报道,虽然利用皱波角叉菜无细胞匀浆在体外与亚麻酸共孵育可以检测到MJ的生成;但是其基因组中却没有发现茉莉酸合成途径的两种关键酶——丙二烯氧合酶(AOS)和丙二烯氧化物

环化酶(AOC), 表明角叉菜中可能存在着与目前陆地植物中茉莉酸合成途径不同的其它酶类(Collén等2013)。

5.2 茉莉酸类物质的生理作用

与其它几种激素作用类似, 适当浓度的茉莉酸类物质也可以促进藻类植物的生长, 提高其色素含量、蛋白含量和代谢酶活性。Czerpak等(2006)发现 10^{-8} ~ 10^{-6} mol·L⁻¹ JA可增加普通小球藻细胞数量、类胡萝卜素和叶绿素含量等。JA不仅能显著促进普通小球藻中油脂、饱和脂肪酸和单不饱和脂肪酸的合成, 还可以促进脂肪酸合成相关基因的表达(Jusoh等2015b)。MJ能够促进雨生红球藻虾青素的累积, 8×10^{-4} mol·L⁻¹ MJ处理后单位细胞虾青素合成能力可达 1.75×10^{-9} mg, 比对照增加了23.24% (王鑫威等2011)。不同浓度的JA能显著诱导虾青素合成相关的8个基因的表达, 促进虾青素的积累(Gao等2012b)。在代谢酶活性调节方面, MJ可使高光照下的雨生红球藻CAT活性和低光照下APX活性分别提高1.4倍和5.4倍(Raman和Ravi 2011)。

6 油菜素甾醇(BR)

油菜素内酯(brassinolide, BL)又称芸苔素内酯, 是一种新型植物内源激素, 被誉为第六激素。油菜素内酯是甾醇类激素, 又称为油菜素甾醇(BR)。BR最初从油菜(*Brassica napus*)花粉中分离出来, 目前已在各种作物中发现70多种油菜素内酯类化合物, 如24-表油菜素内酯(24-epibrassinolide, 24-epiBL)、高油菜素内酯(homobrassinolide, homoBL)、油菜素甾酮(castasterone, CS)、24-表油菜素甾酮(24-epicastasterone, 24-epiCS)等, 其中BL和24-epiBL在作物中使用较多。BRs可以调节农作物的植株高度、可育性、种子充实度等, 还可以诱导绿藻和被子植株的抗逆性和抗病性(Kutschera和Wang 2012)。

6.1 油菜素甾醇的发现和检测

油菜素甾醇在植物中存在非常广泛, 在单子叶植物、双子叶植物、裸子植物和蕨类植物中都发现不同种类的BRs。藻类中BRs发现也较早, Yokota等(1987)在绿藻水网藻(*Hydrodictyon reticulatum*)中鉴定到存在BRs。Bajguz等(2009a)用GC-MS方法鉴定了普通小球藻中存在茶甾酮(teasterone, TE)、

香蒲甾醇(typhasterol, TY)、CS等7种BRs。在大型褐藻*Cystoseira myrica*中, Hamdy等(2009)发现了BR相关代谢物3-Keto-22-epi-28-nor-cathasterone。在小球藻(*C. variabilis*) NC64A基因组中至少存在两个与BL生物合成及其信号感知相关的基因——烯胆固烷醇氧化酶(STE1)和类固醇还原酶(DTE2)(Blanc等2010)。Stirk等(2013)从24株微藻中检测到内源BR, 其含量从117.3~977.8 ng·g⁻¹ (DW)不等。

6.2 油菜素甾醇的生理作用

油菜素甾醇在高等植物的种子萌发到开花结实的各个发育时期都发挥着重要作用。在低等藻类植物中, BR在促进藻类生长, 提高藻类代谢物含量等方面有较多报道。 10^{-8} mol·L⁻¹ BR培养普通小球藻可使单位体积藻细胞数量增加到对照的330%~337%, 并且用该浓度BR处理36 h提高藻的单位细胞内核酸含量和蛋白含量的作用最显著(Bajguz 2000)。外加24-epiBL可以促进星杆藻*Asterionella formosa*的生长, 并可使3-磷酸甘油醛脱氢酶(GAPDH)活性提高6倍(Mekhalfi等2012)。

除了在植物的生长发育过程中发挥作用, BRs也可以提高植物的抗逆性, 并且还可以通过调控其它激素水平来对抗不利胁迫的影响。在抗高温胁迫中, 0.1 mg·L⁻¹ 24-epiBL能显著提高31 °C热胁迫龙须菜的生长速率、叶绿素荧光参数、抗氧化酶活性、甘露醇、藻胆蛋白含量等, 从而提高龙须菜的抗高温能力(李静等2014)。 10^{-8} mol·L⁻¹ BR还可以提高普通小球藻细胞内的脱落酸含量来抵抗短期(1~3 h)的高温胁迫(Bajguz 2009b)。在抗重金属胁迫中, 外源添加BL可以增加普通小球藻单位细胞内叶绿素、蛋白和单糖等含量, 从而克服镉、铅和铜胁迫导致的这些参数的降低; BL还可增加普通小球藻中IAA、ZT和ABA的含量来对抗重金属胁迫, 但对内源性BL水平则没有影响(Bajguz 2011)。

7 其它植物激素的研究

赤霉素(GA)是一类双萜类的植物激素, 其化学结构中含有赤霉烷碳骨架基本结构。GA₃可以通过诱导小球藻细胞数目的增多、蛋白含量、光合色素含量的升高和培养基中的单糖含量增加等方式来保护小球藻免受铅和镉的损伤(Falkowska等2010)。Stirk等(2013)首次检测了微藻中GA的含

量,他们在绿藻纲、Trebouxiophyceae纲、石莼纲和轮藻纲共24株微藻中检测出18~20种GA,其含量在342.7~4746.1 ng·g⁻¹ (DW);并且发现在椭圆绿球藻(*Chlorococcum ellipsoideum*)等生长慢的藻中GA含量较高,而空星藻(*Coelastrum excentrica*)等生长较快的藻中GA含量低。

乙烯(ET)作为一种重要的气体植物激素,广泛参与调节植物生长、发育以及植物响应外界环境等一系列生物过程。Yordanova等(2010)研究表明与诱导子一起,一氧化氮和ET可协同作用来同歩介导蜂毒肽诱导的菜茵衣藻的细胞程序性死亡。

多胺是一类带正电荷的脂肪胺,包括腐胺(putrescine)、亚精胺(spermidine)和精胺(spermine)等。在多种蓝藻中均发现存在多胺,但其作用还不太清楚。据报道多胺可以通过促进基因表达以及替换受损蛋白来提高集胞藻PCC6803在微冷冬天中的生存力(Zhu等2015)。

8 植物激素的相互作用研究

藻体内存在着多种植物激素,不同激素之间并不是相互独立的,而是存在着相互协同和相互拮抗等复杂关系。藻类的任何一种生理过程几乎都是多种激素相互作用的结果。因此,研究者们常将几种作用类似的植物激素组合使用。Tarakhovskaya等(2013)研究发现,植物激素IAA、KT、ABA、GA3和IAA+KT对墨角藻细胞生长发育和叶绿素荧光参数具有与高等植物类似的促进作用。Noble等(2014)发现10⁻⁷ mol·L⁻¹的*t*ZT和10⁻⁹ mol·L⁻¹的ABA组合对纤细裸藻(*Euglena gracilis*)生长最有利,*t*ZT、N6-异戊烯基腺嘌呤和苜氨基嘌呤组合能增加纤细裸藻叶绿素的积累。

某些植物激素之间也存在着相互拮抗的作用。ABA、SA、BR和JA等在藻类抗逆生理中可能占据优势,而IAA在藻类生长过程中占主导地位。高温能促进龙须菜ABA和JA含量升高而降低IAA含量(孙雪等2013)。5.0×10⁻⁴ mol·L⁻¹ MJ可提高雨生红球藻中类胡萝卜素和叶绿素含量,但相同浓度的SA却可以降低两者的含量,并且高浓度SA和MJ抑制虾青素积累的机制不同(Raman和Ravi 2011)。在氮胁迫条件下,微绿球藻(*Nannochloropsis oceanica*)中ABA生物合成途径被激活而CTK合成基因转录被拮抗,相应地ABA含量升高而具有生

物活性的CTK含量降低(Lu等2014)。在抗重金属胁迫中,IAA、CTK、GA和亚精胺都可以抑制铜、铅、镉胁迫下普通小球藻对重金属的生物吸收,从而恢复藻的生长和初级代谢物水平;但JA却相反,它可以增加藻对重金属的生物吸收及活性氧自由基的产生而增强重金属的毒性(Piotrowska-Niczyporuk等2012)。

9 结语

综上所述,目前藻类激素中关于SA、JAs和BR等新型植物激素的报道较多,且植物激素抗逆胁迫作用的关注较多。藻类植物激素研究对象范围广,从微型藻到大型藻,从科学研究的模式藻到有应用前景的经济藻种都有涉及。随着藻类经济价值的提升和日益广泛的应用,对藻类植物激素的关注和研究会越来越多。

近年来,人们对藻类激素的研究迅速增加,基本上了解了植物激素对藻类生长发育的影响及其在藻类中的分布。但对藻类植物激素的生物合成、代谢途径以及激素之间的相互作用机制等方面的信息仍然比较缺乏。未来的藻类植物激素研究方向可能会侧重于以下几方面:一、借助于高等植物中的研究结果和方法,比较藻类和高等植物中激素的生物合成、代谢途径和信号转导等方面的异同,在藻类中进行高等植物中激素合成途径中关键酶编码基因、信号因子等同源物的鉴定。二、研究藻类植物激素识别受体,分离并鉴定出新的受体蛋白,从而深入了解植物激素的作用机制。三、研究不同激素信号传导系统之间的联系和调控,如鉴定各激素信号途径相互作用的节点以及信号转导途径新元件,比较不同激素信号途径是否具有相同的信号元件,并研究它们在不同层次上的相互作用等。

参考文献

- 蔡西栗,邵旻玮,孙雪,徐年军(2011). 龙须菜(*Gracilaria lemaneiformis*)中多种植物激素的GC-MS检测及对氮胁迫的响应. 海洋与湖沼, 42 (6): 753~758
- 陈颖,赵培,王雪青,庞广昌(2009). 3种植物激素对螺旋藻生长和代谢产物含量的影响. 海洋科学, 33 (2): 11~16
- 邓意龙,孙雪,徐年军,杨锐(2012). 蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*) Rubisco活化酶基因的克隆与表达分析. 海洋与湖沼, 43 (1): 41~46
- 范美华,孙雪,王日昕,廖智,徐年军(2014). 浒苔中MnSOD和CAT基因克隆和表达分析. 水产学报, 38 (12): 1976~1984

- 范皖苏, 黄鹤忠, 徐汗福, 何华敏, 贾一何(2011). 外源添加剂水杨酸对菊花江蓠抗寒性的影响. 海洋科学, 35 (2): 38~43
- 樊扬, 李幼芷(2000). 龙须菜匍匐体类愈伤组织诱导及机制分析. 海洋与湖沼, 31 (1): 29~34
- 高政权, 孟春晓, 刁英英(2007). 施用水杨酸对雨生红球藻中虾青素积累的影响. 水产科学, 26 (7): 377~380
- 黄冰心, 韩丽君, 范晓(2001). 海藻中的植物激素检测方法. 海洋科学, 25 (10): 28~30
- 李静, 王俏俏, 徐年军, 孙雪, 范美华(2014). 24-表油菜素内酯对龙须菜抗高温胁迫的研究. 海洋学报, 36 (8): 82~90
- 孙雪, 蔡西栗, 徐年军(2013). 海洋红藻龙须菜对2种逆境温度胁迫的应激生理响应. 水生生物学报, 37 (3): 535~540
- 王俏俏, 徐年军, 朱招波(2013). 外源水杨酸对龙须菜生长及生理的影响. 海洋学研究, 31 (2): 78~85
- 王鑫威, 王丽丽, 龚一富, 金思, 李林, 陈东瑞(2011). 茉莉酸甲酯对雨生红球藻虾青素含量和*dxs*基因表达的影响. 水产学报, 35 (12): 1822~1828
- 许智宏, 薛红卫(2012). 植物激素作用的分子机理. 上海: 上海科学技术出版社, 1~287
- 杨凯, 史全良(2009). 不同浓度IAA对微藻TH6 (*Oedocladium* sp.) 生长及脂肪酸含量的影响. 植物资源与环境学报, 18 (2): 80~83
- 朱招波, 孙雪, 徐年军, 骆其君(2012). 水杨酸对龙须菜抗高温生理的影响. 水产学报, 36 (8): 1304~1312
- Ashraf M, Akram NA, Arteca RN, Foolad MR (2010). The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant processes and salt tolerance. Crit Rev Plant Sci, 29 (3): 162~190
- Bajguz A (2000). Effect of brassinosteroids on nucleic acids and protein content in cultured cells of *Chlorella vulgaris*. Plant Physiol Biochem, 38 (3): 209~215
- Bajguz A (2009a). Isolation and characterization of brassinosteroids from algal cultures of *Chlorella vulgaris* Beijerinck (Trebouxiophyceae). J Plant Physiol, 166 (17): 1946~1949
- Bajguz A (2009b). Brassinosteroid enhanced the level of abscisic acid in *Chlorella vulgaris* subjected to short-term heat stress. J Plant Physiol, 166 (8): 882~886
- Bajguz A (2011). Suppression of *Chlorella vulgaris* growth by cadmium, lead, and copper stress and its restoration by endogenous brassinolide. Arch Environ Contam Toxicol, 60 (3): 406~416
- Blanc G, Duncan G, Agarkova I, Borodovsky M, Gurnon J, Kuo A, Lindquist E, Lucas S, Pangilinan J, Polle J et al (2010). The *Chlorella variabilis* NC64A genome reveals adaptation to photosymbiosis, coevolution with viruses, and cryptic sex. Plant Cell, 22 (9): 2943~2955
- Bradley PM (1991). Plant hormones do have a role in controlling growth and development of algae. J phycol, 27: 317~321
- Chen Z, Zheng Z, Huang J, Lai Z, Fan B (2009). Biosynthesis of salicylic acid in plants. Plant Signal Behav, 4 (6): 493~496
- Collén J, Porcel B, Carré W, Ball SG, Chaparro C, Tonon T, Barbeyron T, Michel G, Noel B, Valentin K et al (2013). Genome structure and metabolic features in the red seaweed *Chondrus crispus* shed light on evolution of the Archaeplastida. Proc Natl Acad Sci USA, 110 (13): 5247~5252
- Czerpak R, Bajguz A, Gromek M, Kozłowska G, Nowak I (2002). Activity of salicylic acid on the growth and biochemism of *Chlorella vulgaris* Beijerinck. Acta Physiol Plant, 24 (1): 45~52
- Czerpak R, Piotrowska A, Szulecka K (2006). Jasmonic acid affects changes in the growth and some components content in alga *Chlorella vulgaris*. Acta Physiol Plant, 28 (3): 195~203
- De Smet I, Voss U, Lau S, Wilson M, Shao N, Timme RE, Swarup R, Kerr I, Hodgman C, Bock R et al (2011). Unraveling the evolution of auxin signaling. Plant Physiol, 155 (1): 209~221
- Evans LV, Trewavas AJ (1991). Is algal development controlled by plant growth substances?. J phycol, 27: 322~326
- Falkowska M, Pietryczuk A, Piotrowska A, Bajguz A, Grygoruk A, Czerpak R (2011). The effect of gibberellic acid (GA₃) on growth, metal biosorption and metabolism of the green algae *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae) Beijerinck exposed to cadmium and lead stress. Pol J Environ Stud, 20 (1): 53~59
- Gao Z, Meng C, Zhang X, Xu D, Miao X, Wang Y, Yang L, Lv H, Chen L, Ye N (2012a). Induction of salicylic acid (SA) on transcriptional expression of eight carotenoid genes and astaxanthin accumulation in *Haematococcus pluvialis*. Enzyme Microb Technol, 51 (4): 225~230
- Gao Z, Meng C, Zhang X, Xu D, Zhao Y, Wang Y, Lv H, Yang L, Chen L, Ye N (2012b). Differential expression of carotenogenic genes, associated changes on astaxanthin production and photosynthesis features induced by JA in *H. Pluvialis*. PLoS One, 7 (8): e42243
- Hamdy AH, Aboutabl EA, Sameer S, Hussein AA, Diaz-Marrero AR, Darias J, Cueto M (2009). 3-Keto-22-epi-28-nor-cathasterone, a brassinosteroid-related metabolite from *Cystoseira myrica*. Steroids, 74 (12): 927~930
- Han L (2006). The auxin concentration in sixteen Chinese marine algae. Chin J Oceanol Limnol, 24 (3): 329~332
- Hartung W (2010). The Evolution of Abscisic Acid (ABA) and ABA Function in Lower Plants, Fungi and Lichen. Funct Plant Biol, 37: 806~812
- Hussain A, Krischke M, Roitsch T, Hasnain S (2010). Rapid determination of cytokinins and auxin in cyanobacteria. Curr Microbiol, 61 (5): 361~369
- Jin Q, Scherp P, Heimann K, Hasenstein KH (2008). Auxin and cytoskeletal organization in algae. Cell Biol Int, 32 (5): 542~545
- Jusoh M, Loh SH, Chuah TS, Aziz A, Cha TS (2015a). Indole-3-acetic acid (IAA) induced changes in oil content, fatty acid profiles and expression of four fatty acid biosynthetic genes in *Chlorella vulgaris* at early stationary growth phase. Phytochemistry, 111 (1): 65~71
- Jusoh M, Loh SH, Chuah TS, Aziz A, Cha TS (2015b). Elucidating the role of jasmonic acid in oil accumulation, fatty acid composition and gene expression in *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae) during early stationary growth phase. Algal Res, 9: 14~20
- Kiseleva AA, Tarachovskaya ER, Shishova MF (2012). Biosynthesis of phytohormones in algae. Russ J Plant Physiol, 59 (5): 595~610
- Kováčik J, Klejduš B, Hedbavny J, Bačkor M (2010). Effect of copper and salicylic acid on phenolic metabolites and free amino acids in *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyceae). Plant Sci, 178 (3):

- 307~311
- Kutschera U, Wang ZY (2012). Brassinosteroid action in flowering plants: a Darwinian perspective. *J Exp Bot*, 63 (10): 3511~3522
- Le Bail A, Billoud B, Kowalczyk N, Kowalczyk M, Gicquel M, Le Panse S, Stewart S, Scornet D, Cock JM, Ljung K et al (2010). Auxin metabolism and function in the multicellular brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *Plant Physiol*, 153 (1): 128~144
- Li T, Wang C, Miao J (2007). Identification and quantification of indole-3-acetic acid in the kelp *Laminaria japonica* Areschoug and its effect on growth of marine microalgae. *J Appl Phycol*, 19 (5): 479~484
- Lu Y, Tarkowská D, Turečková V, Luo T, Xin Y, Li J, Wang Q, Jiao N, Strnad M, Xu J (2014). Antagonistic roles of abscisic acid and cytokinin during response to nitrogen depletion in oleaginous microalga *Nannochloropsis oceanica* expand the evolutionary breadth of phytohormone function. *Plant J*, 80 (1): 52~68
- Mekhalfi M, Avilan L, Lebrun R, Botebol H, Gontero B (2012). Consequences of the presence of 24-epibrassinolide, on cultures of a diatom, *Asterionella formosa*. *Biochimie*, 94 (5): 1213~1220
- Meng C, Liang C, Su Z, Qin S, Tseng C (2006). There are two 5'-flanking regions of *bkt* encoding beta-carotene ketolase in *Haematococcus pluvialis*. *Phycologia*, 45 (2): 218~224
- Miyakawa T, Fujita Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Tanokura M (2012). Structure and function of abscisic acid receptors. *Trends Plant Sci*, 18 (5): 259~266
- Noble A, Kisiala A, Galer A, Clysdale D, Neil Emery RJ (2014). *Euglena gracilis* (Euglenophyceae) produces abscisic acid and cytokinins and responds to their exogenous application singly and in combination with other growth regulators. *Eur J Phycol*, 49 (2): 244~254
- Park WK, Yoo G, Moon M, Kim CW, Choi YE, Yang JW (2013). Phytohormone supplementation significantly increases growth of *Chlamydomonas reinhardtii* cultivated for biodiesel production. *Appl Biochem Biotechnol*, 171 (5): 1128~1142
- Piotrowska A, Czerpak R (2009). Cellular response of light/dark-grown green alga *Chlorella vulgaris* Beijerinck (Chlorophyceae) to exogenous adenine- and phenylurea-type cytokinins. *Acta Physiol Plant*, 31 (3): 573~585
- Piotrowska-Niczyporuk A, Bajguz A, Zambrzycka E, Godlewska-Żyłkiewicz B (2012). Phytohormones as regulators of heavy metal biosorption and toxicity in green alga *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae). *Plant Physiol Biochem*, 52 (1): 52~65
- Raman V, Ravi S (2011). Effect of salicylic acid and methyl jasmonate on antioxidant systems of *Haematococcus pluvialis*. *Acta Physiol Plant*, 33 (3): 1043~1049
- Raposo MFJ, Morais RMSC (2013). Influence of the growth regulators kinetin and 2, 4-D on the growth of two chlorophyte microalgae, *Haematococcus pluvialis* and *Dunaliella salina*. *J Basic Appl Sci*, 9: 302~308
- Rivas-San Vicente M, Plasencia J (2011). Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *J Exp Bot*, 62 (10): 3321~3338
- Salama el-S, Kabra AN, Ji MK, Kim JR, Min B, Jeon BH (2014). Enhancement of microalgae growth and fatty acid content under the influence of phytohormones. *Bioresour Technol*, 172: 97~103
- Stirk WA, Bálint P, Tarkowská D, Novák O, Maróti G, Ljung K, Turečková V, Strnad M, Ördög V, Van Staden J (2014). Effect of light on growth and endogenous hormones in *Chlorella minutissima* (Trebouxiophyceae). *Plant Physiol Biochem*, 79: 66~76
- Stirk WA, Bálint P, Tarkowská D, Novák O, Strnad M, Ördög V, van Staden J (2013). Hormone profiles in microalgae: gibberellins and brassinosteroids. *Plant Physiol Biochem*, 70: 348~353
- Stirk WA, Novák O, Hradecká V, Pěňčík A, Rolčík J, Strnad M, Van Staden J (2009). Endogenous cytokinins, auxins and abscisic acid in *Ulva fasciata* (Chlorophyta) and *Dictyota humifusa* (Phaeophyta): towards understanding their biosynthesis and homeostasis. *Eur J Phycol*, 44 (2): 231~240
- Tarakhovskaya ER, Kang EJ, Kim KY, Garbary DJ (2013). Influence of phytohormones on morphology and chlorophyll a fluorescence parameters in embryos of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae). *Russ J Plant Physiol*, 60 (2): 176~183
- Tarakhovskaya ER, Maslov YI, Shishova MF (2007). Phytohormones in algae. *Russ J Plant Physiol*, 54 (2): 163~170
- Wang X, Zhao P, Liu X, Chen J, Xu J, Chen H, Yan X (2014). Quantitative profiling method for phytohormones and betaines in algae by liquid chromatography electrospray ionization tandem mass spectrometry. *Biomed Chromatogr*, 28 (2): 275~280
- Wiesemeier T, Jahn K, Pohnert G (2008). No evidence for the induction of brown algal chemical defense by the phytohormones jasmonic acid and methyl jasmonate. *J Chem Ecol*, 34 (12): 1523~1531
- Yoshida K (2005). Evolutionary process of stress response systems controlled by abscisic acid in photosynthetic organisms. *Yakugaku Zasshi*, 125 (12): 927~936
- Yokoya NS, Stirk WA, Van Staden J, Novák O, Turečková V, Pěňčík A, Strnad M (2010). Endogenous cytokinins, auxins, and abscisic acid in red algae from Brazil. *J Phycol*, 46 (6): 1198~1205
- Yokota T, Kim SK, Fukui Y, Takahashi N, Takeuchi Y, Takematsu T (1987). Brassinosteroids and sterols from a green alga, *Hydrodictyon reticulatum*: configuration at C-24. *Phytochemistry*, 26 (2): 503~506
- Yordanova ZP, Iakimova ET, Cristescu SM, Harren FJM, Kapchina-Toteva VM, Woltering EJ (2010). Involvement of ethylene and nitric oxide in cell death in mastoparan-treated unicellular alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Cell Biol Int*, 34 (3): 301~308
- Zhu X, Li Q, Yin C, Fang X, Xu X (2015). Role of spermidine in overwintering of cyanobacteria. *J Bacteriol*, 197 (14): 2325~2334