

红毛菜应答失水和复水的生理表现和转录组学分析

张亚文 林密 许凯 徐燕 纪德华 王文磊 陈昌生 谢潮添

PHYSIOLOGICAL PERFORMANCE AND TRANSCRIPTIONAL ANALYSIS OF *BANGIA FUSCOPURPUREA* IN RESPONSE TO DEHYDRATION AND REHYDRATION

ZHANG Ya-Wen, LIN Mi, XU Kai, XU Yan, JI De-Hua, WANG Wen-Lei, CHEN Chang-Sheng, XIE Chao-Tian

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7541/2025.2024.0316>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

绿水螅野生型品系及无藻品系对聚苯乙烯纳米颗粒胁迫差异化响应的转录组分析

TRANSCRIPTOMIC ANALYSIS OF DIFFERENTIATED RESPONSES BETWEEN SYMBIOTIC AND APOSYMBIOTIC STRAIN OF *HYDRA SINENSIS* TO POLYSTYRENE NANOPARTICLES

水生生物学报. 2024, 48(8): 1333–1347 <https://doi.org/10.7541/2024.2023.0405>

转录组分析揭示溶藻弧菌感染早期大黄鱼的免疫应答特征

TRANSCRIPTOME ANALYSIS REVEALED THE IMMUNE RESPONSE OF LARGE YELLOW CROAKER (*LARIMICHTHYS CROCEA*) IN EARLY STAGE OF *VIBRIO ALGINOLYTICUS* INFECTION

水生生物学报. 2022, 46(12): 1845–1854 <https://doi.org/10.7541/2022.2021.0388>

金钱鱼下丘脑转录组分析及其对雌激素在体注射的响应

TRANSCRIPTOME ANALYSIS OF HYPOTHALAMUS IN MALE AND FEMALE SPOTTED SCAT (*SCATOPHAGUS ARGUS*) AND DIFFERENTIAL GENE EXPRESSION IN 17 B-ESTRADIOL INJECTED MALES

水生生物学报. 2023, 47(8): 1195–1210 <https://doi.org/10.7541/2023.2022.0286>

低氧-复氧胁迫对鲢抗氧化酶活性及Cu/Zn-SOD和Mn-SOD基因表达的影响

HYPOXIA-REOXYGENATION STRESS ON ANTIOXIDANT ENZYME ACTIVITY AND EXPRESSION OF *CU/ZN-SOD* AND *MN-SOD* GENES IN SILVER CARP (*HYPOPHthalmichthys molitrix*)

水生生物学报. 2022, 46(4): 498–506 <https://doi.org/10.7541/2022.2020.311>

氨氮胁迫下不同食性鱼类仔鱼抗氧化和非特异性免疫的差异响应

ANTIOXIDANT AND NON-SPECIFIC IMMUNE RESPONSES OF FOUR SPECIES OF FISH LARVAE UNDER AMMONIA STRESS

水生生物学报. 2022, 46(8): 1237–1248 <https://doi.org/10.7541/2022.2021.0180>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

doi: 10.7541/2025.2024.0316

CSTR: 32229.14.SSSWXB.2024.0316

红毛菜应答失水和复水的生理表现和转录组学分析

张亚文^{1,2,3} 林 密^{1,2,3} 许 凯^{1,2,3} 徐 燕^{1,2,3} 纪德华^{1,2,3} 王文磊^{1,2,3}
陈昌生^{1,2,3} 谢潮添^{1,2,3}

(1. 集美大学水产学院, 厦门 361021; 2. 福建省水产生物育种与健康养殖工程研究中心, 厦门 361021; 3. 农业部东海海水健康与养殖重点实验室, 厦门 361021)

摘要: 为探究红毛菜(*Bangia fuscopurpurea*)适应潮汐快速变化的机制, 研究选取野生红毛菜品系CY作为实验对象, 将红毛菜原叶体在5个失水梯度(WL0%、30%、60%和90%)及复水状态(先在90%失水状态下保持2h然后再复水)下保持2h, 从生理和转录表达水平分析其对失水/复水处理的应答机制。结果显示: 红毛菜超氧阴离子(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)、丙二醛(MDA)、脯氨酸、可溶性糖、藻红蛋白和别藻蓝蛋白含量在失水时上升; 超氧化物歧化酶(SOD)及最大光化学量子产率(F_v/F_m)在失水时下降; 抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化物酶(POD)的活性在失水60%时显著升高后下降; 而过氧化氢酶(CAT)无显著变化。在复水后, 所有生理指标均恢复至未失水处理下的水平。此外, 通过差异表达基因(DEGs)富集分析, 发现核糖体蛋白和热激蛋白相关基因在失水过程中上调表达, 而氨基酸合成等相关基因在复水后下调表达。综上所述: 红毛菜通过调节抗氧化酶活性及合成失水耐受相关核糖体蛋白等防御功能以应答失水胁迫; 在复水过程中, 通过抑制核糖体蛋白质合成及增强光合作用供给能量和转运有毒代谢产物以帮助红毛菜恢复生理代谢活动。研究可以加深对潮间带海藻应答失水胁迫的认识, 以及为红毛菜耐干良种选育提供数据参考。

关键词: 红毛菜; 失水; 复水; 生理响应; 抗氧化系统; 转录组; 差异表达基因

中图分类号: Q948.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2025)05-052518-11



大型红藻红毛菜(*Bangia fuscopurpurea*)是一种具有较高经济价值的大型红藻, 其原叶体生长在潮间带, 在生长过程中受潮汐变化的影响, 在低潮时能损失高达90%的水分, 同时光系统 II (PS II)最大光化学效率(F_v/F_m)大幅度降低; 高潮复水后含水量和 F_v/F_m 能在2h内恢复至退潮前的水平^[1-3]。这些结果表明红毛菜具有很强的失水耐受能力和复水后的快速恢复能力。然而, 红毛菜如何适应这种水分变化的机制却尚不清晰。研究发现, 失水胁迫可诱导植物细胞产生大量活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)^[4], 而植物一般通过调节抗氧化系统(酶促系统和非酶促系统)抵御ROS的积累。其中,

酶促系统包括对ROS直接起作用的超氧化物歧化酶(Superoxide, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate Peroxidase, APX)及作用范围较广的过氧化物酶(Peroxidase, POD)^[5]。非酶促系统包括脯氨酸、可溶性糖等物质, 这些物质具有调节细胞渗透压平衡、维持细胞膜完整性和蛋白质稳定性的功能, 在植物应对失水等各种非生物环境胁迫时发挥了重要作用^[6,7]。在多种大型海藻的相关研究中也发现了类似的现象。在失水胁迫下, 真江蓠(*Agarophyton vermiculophyllum*)和坛紫菜(*Pyropia haitanensis*)等7种潮间带海藻的光合速率都显著下降, ROS大量积累^[8-10]。为了应对氧

收稿日期: 2024-08-17; 修订日期: 2024-11-16

基金项目: 福建省自然科学基金(2022J01801); 农业农村部岗位科学家(GARS-50-2021); 国家自然科学基金(42376109和U21A20265); 国家重点研发计划重点专项课题(2023YFD2400103); 福建省科技计划项目区域发展项目(2023N3002)资助 [Supported by the Natural Science Foundation of Fujian Province (2022J01801); China Agriculture Research System (CARS-50-2021); National Natural Science Foundation of China (42376109 and U21A20265); National Key Research and Development Plan for Key and Special Projects (2023YFD2400103); Regional Development Project of Fujian Science and Technology Program (2023N3002)]

作者简介: 张亚文(1997—), 女, 硕士研究生; 研究方向为水生生物学。E-mail: 574610470@qq.com

通信作者: 谢潮添(1977—), 男, 教授; E-mail: ctxie@jmu.edu.cn

化胁迫,真江蓠通过显著增加具有抵抗氧化应激功能的藻红蛋白(Phycoerythrin, PE)和藻蓝蛋白(Phycocyanin, PC)含量来清除失水胁迫诱导产生的ROS^[8];坛紫菜则通过合成大量谷胱甘肽还原酶(Glutathione reductase, GR)、谷胱甘肽(Glutathione, GSH)、抗坏血酸(Ascorbic Acid, ASA)、海藻糖等渗透相溶性物质来中和自由基,以减少ROS的积累或减轻ROS对细胞的氧化损害^[9, 11]。通过转录组学分析在红毛菜样品中鉴定到大量失水胁迫诱导的差异表达基因(Differently expressed genes, DEGs), 91%与光合作用相关的DEGs大幅上调^[1]。这些结果表明不同红藻可能通过不同的策略来应答失水胁迫,因此需要进一步对红毛菜的失水胁迫应答机制进行研究。

考虑到潮汐的快速变化,潮间带海藻不仅需要应答失水胁迫,还应在复水后快速恢复代谢活动。以往研究表明,在复水处理后,真江蓠藻体的色素蛋白含量和类囊体膜蛋白基因转录表达均高于失水处理藻体,这有利于促进光合作用迅速恢复^[8, 9]。与此类似,束生刚毛藻(*Cladophora fascicularis*)在复水后 F_v/F_m 、 P_m (最大电子传递速率)、 I_k (半饱和光强)等均迅速恢复,表明光合作用可以迅速恢复^[12]。坛紫菜经复水处理后,大量与光合作用相关的基因上调表达^[13];此外,三个坛紫菜**bZIP**基因仅在复水时表现出响应,其参与的共表达基因网络则主要调控细胞周期过程及防御反应^[14]。这些结果表明已发表研究主要从光合作用角度分析潮间带海藻的复水机制,考虑到不同藻类可能采用不同机制,有必要深入研究红毛菜的复水应答机制。

RNA-seq技术具有动态监测、深化对基因调控的理解等诸多优点,目前已经广泛地应用于海藻抗逆机制研究中,推动了许多未知基因的发现和分子机制的研究。Pearson等^[15]通过RNA-seq技术发现墨角藻(*Fucus vesiculosus*)通过核糖体蛋白基因的上调表达应对失水胁迫;条斑紫菜(*Pyropia yezoensis*)在失水胁迫处理下会上调热激蛋白相关基因表达^[16]。此外,在坛紫菜的相关研究中,Shi等^[13]利用RNA-seq技术在坛紫菜复水过程中鉴定到大量光合作用相关基因上调表达,而Wang等^[14]鉴定到了19个响应失水胁迫和复水的**bZIP**基因。在红毛菜相关研究中,Wang等^[1]首次运用转录组测序技术比较了红毛菜失水89%和低盐胁迫后的DEGs,发现红毛菜在应答失水和低盐胁迫时具有不同的调节途径:低盐胁迫诱导质膜 H^+ -ATP酶基因的转录表达,但抑制液泡、叶绿体和线粒体 H^+ -ATP酶基因的转录表达;失水胁迫则导致光合作用相关基

因的上调。由此可见,RNA-seq技术在海藻抗逆机制研究中的应用已经相对成熟,可以应用于红毛菜适应潮汐变化的机制研究。

根据上述研究进展推测,作为潮间带典型大型海藻,红毛菜在应对快速的潮汐变化时应存在一套复杂的抗氧化和渗透调节机制。目前,红毛菜在失水和复水过程中的生理生化和转录水平的研究还不完善,这限制了对红毛菜适应潮汐变化机制的解析。因此,本研究结合红毛菜 F_v/F_m 、MDA、ROS、抗氧化酶活性、渗透压调节物质等生理生化指标测定和转录组分析,探究了红毛菜对失水-复水处理的应答机理。

1 材料与方法

1.1 实验材料 with 处理

红毛菜野生品系CY的原叶体采自福建省东山县赤屿岛。用灭菌海水多次清洗原叶体,然后用消毒剪刀剪碎藻体,添加自制海螺酶去除细胞壁得到单细胞^[17]。将单细胞发育成的自由丝状体挑出单独培养,然后保存在集美大学种质资源库。实验前促熟丝状体,收集成熟丝状体放散的壳孢子,培养获得原叶体。培养条件:光照强度为40—60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,温度为 $(21 \pm 0.5)^\circ\text{C}$,光照周期为12 L:12 D,每隔1d更换50%新鲜PES (Provasolis enrichment solution)培养液。

在福建沿海潮间带中,红毛菜是坛紫菜的伴生海藻^[18]。因此,在本研究中,失水和复水处理的梯度和时间沿用坛紫菜的处理方法,该方法能较好反映真实的潮汐变化,并能让藻体保持在低水分环境中^[13]。失水处理方法:取长度为 (7 ± 2) cm的色泽光亮、无卷曲的完整藻体,用纱布轻压吸干藻体表面水分后,放在筛绢网上,置于温度为 $(21 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 、光强为40—60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的恒温培养室内干燥脱水。将失水率(Water loss, WL)分别达0、30%、60%和90%的红毛菜藻体转移至同样温度和光强条件下的透明保湿盒中保持2h。复水处理(R)则是将失水率90%的红毛菜在保湿盒中保持2h后转移到新鲜PES培养液中复水2h。本课题通过蛋白组学分析发现,坛紫菜在90%失水处理下的应答与中轻度失水明显不同^[13, 19]。红毛菜已经进化到能快速适应失水(失水最高达90%)/复水周期性变化,较低程度失水+复水处理下可能观察不到生理生化水平和分子水平的变化,因此本研究中复水处理前预先只用90%失水胁迫处理2h。

失水率计算公式:失水率(%)=[鲜重-失水后藻体重]/[鲜重-干重] $\times 100$ 。

1.2 生理指标

最大光化学量子产率(F_v/F_m) F_v/F_m 是衡量光化学反应效率高低的指标之一。将藻体暗适应15min后,用Diving-PAM (Diving PAM, Walz公司, 德国)测量其 F_v/F_m 。

抗氧化指标测定(MDA、 H_2O_2 、 O_2^-)测定

丙二醛(MDA)含量可以作为衡量细胞氧化损伤程度的指标,过氧化氢(H_2O_2)、超氧阴离子(O_2^-)含量可以反映细胞的抗氧化能力和氧化应激状态。将0.1 g红毛菜样品在1 mL提取液中进行冰浴匀浆,然后在4℃、8000×g下离心10min,取上清液用于测量MDA (MDA-1-Y, 苏州科铭生物)和 H_2O_2 (H_2O_2 -1-Y, 苏州科铭生物)含量; 10000×g下离心20min,取上清液用于测量 O_2^- (SA-1-G, 苏州科铭生物)含量。测定方法参照试剂盒说明进行。

抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT、APX)测定

SOD、POD、CAT、APX活性反映生物体抗氧化能力。取红毛菜样品0.1 g,液氮研磨后转移至1.5 mL离心管中,加入1 mL提取缓冲液(0.1 mol/L 磷酸盐缓冲溶液,含80 μ mol/L ASA, 1 mmol/L PMSF, pH 6.8),振荡混匀,在4℃、12000×g下离心10min,取上清液测量SOD (A001-3-2, 南京建成生物科技有限公司);前面步骤与SOD提取相同,最后一步改为3500×g下离心10min,取上清液测量POD (A084-3-1, 南京建成生物科技有限公司);前面步骤与SOD提取相同,最后一步改为2500×g下离心10min,取上清液测量CAT (A007-1-1, 南京建成生物科技有限公司);前面步骤与SOD提取相同,最后一步改为13000×g下离心20min,取上清液测定APX (APX-1-W, 苏州科铭生物)。测定方法分别参照对应试剂盒说明书进行。

可溶性糖和脯氨酸含量测定

可溶性糖和脯氨酸含量测定可以反映植物对逆境的适应能力和抗逆性。取红毛菜样品0.1 g,加入1 mL蒸馏水研磨匀浆后倒入1.5 mL离心管中,盖上盖子95℃水浴10min,冷却到25℃时,在8000×g离心10min,取上清液测量可溶性糖含量(KT-2-Y, 苏州科铭生物); 10000×g离心10min,取上清待测量脯氨酸含量(PRO-2-Y, 苏州科铭生物)。测定方法分别参照试剂盒说明书进行。

藻胆蛋白含量的测定

藻胆蛋白的含量常用于分析红藻和蓝藻等藻类的光合作用能力和生长状态。藻胆蛋白的测定主要参考高洪峰^[20]。先测定藻体含水率(WC),再称取鲜重约0.01 g的藻体在磷酸盐缓冲液(0.05 mol/L, pH=6.8)中匀浆。将研磨液在避光和-20℃低温条件下冷冻,待完全冷冻后放置在避光的室温条件下解冻,反复冻融6次后,

在4℃, 10000×g离心20min。轻取上清液,用CARY-50 紫外分光光度计在565、615、650 和 730 nm 波长下测定吸光度。利用以下公式计算藻胆蛋白含量:

$$C_{PE}=0.123(A_{565}-A_{730})-0.068(A_{615}-A_{730})+0.015(A_{650}-A_{730})/V/[FW(1-WC)]$$

$$C_{PC}=0.162(A_{565}-A_{730})-0.001(A_{615}-A_{730})+0.098(A_{650}-A_{730})/V/[FW(1-WC)]$$

$$C_{APC}=0.123(A_{565}-A_{730})-0.006(A_{615}-A_{730})+0.004(A_{650}-A_{730})/V/[FW(1-WC)]$$

式中, C_{PE} 表示PE的含量(mg/g), C_{PC} 表示PC的含量(mg/g), C_{APC} 表示APC含量(mg/g), A_{565} 、 A_{615} 、 A_{650} 、 A_{730} 分别表示在565、615、650、730 nm波长的吸光度, V 代表研磨液体积, FW 代表称取的藻体鲜重, WC 代表藻体的含水率。

1.3 RNA-seq文库的构建、测序

利用E.Z.N.Z植物提取试剂盒(OMEGA, 美国)提取红毛菜总RNA。纯化后的双链cDNA用AMPure XP beads筛选200 bp左右的cDNA,再次纯化PCR产物,最终获得文库^[21]。运用转录组测序技术得到raw reads,对下机的reads利用fastp进行质控,过滤低质量数据,得到高质量clean reads^[22]。使用无参转录组组装软件Trinity^[23]对clean reads进行无参组装,得到红毛菜Unigene。对组装出的红毛菜Unigene进行长度分布、平均长度、N50、组装大小等测序指标的统计。将组装所获得的Unigene通过系列比对软件Blast+在7大数据库(Nr、KEGG、KOG、COG、GO、Swissport、Pfam)中进行序列比对,进而得到该Unigene的功能注释信息。根据组装结果,利用Bowtie2软件将每个样品的clean reads比对到Unigene,之后使用RSEM (Reads per kb per million reads)计算每个样品的基因相对转录表达量水平^[24]。

1.4 DEGs的筛选和GO功能富集分析

对经过RSEM软件比对得到gene read count数据,使用差异表达分析软件edgeR进行分析^[21]。显著DEGs的筛选标准: $|\log_2FC| \geq 1$, FDR (false discovery rate) < 0.05。将所有的DEGs向Gene Ontology数据库(<http://www.geneontology.org/>)的各个Term映射,计算每个Term的基因数目,然后用超几何检验,找出与整个基因组背景相比,在DEGs中显著富集的GO条目^[21]。

1.5 实时荧光定量PCR (qRT-PCR)与DEGs趋势分析

按照YSBR[®]Rremix Ex Taq[™] II (TaKaRa)试剂盒使用说明,从转录组数据库中随机挑选基因作为

目的基因进行Real-timePCR反应。qRT-PCR反应在Stepopenplus型荧光定量PCR仪上进行,每个处理设置4个生物学重复和两个技术重复,进行RT-PCR扩增。将扩增得到的溶解曲线用Stepopenplus自带的SDS软件将实验数据输出,根据荧光定量原理分析数据,对各基因进行转录表达量分析。使用OSS browser 软件制作DEGs趋势图,根据设定的阈值($P=0.05$)筛选具有显著趋势的profile。

1.6 数据处理与统计分析

以上实验均进行4次生物学重复,采用统计分析软件IBM SPSS Statistics 23.0和Excel对实验数据进行统计分析,并采用单因素方差分析比较不同物种间的数据差异。作图软件为GraphPad Prism 8.0.1。

2 结果

2.1 生理指标结果

失水胁迫下抗氧化指标 红毛菜最大光化学量子产率(F_v/F_m)随着失水程度的增加而显著降

低($P<0.05$, 图 1A),而在复水后可恢复至WL 0%生理水平。丙二醛(MDA)含量随着失水程度的增加而上升($P<0.05$; 图 1B);过氧化氢(H_2O_2)和超氧阴离子(O_2^-)含量显著上升且分别在失水60%和30%时达到峰值($P<0.01$; 图 1C和1D);在复水后, O_2^- 、 H_2O_2 和MDA含量均恢复至WL0%生理水平。

失水胁迫下酶活变化 超氧化物歧化酶(SOD)活性随失水程度增加呈现下调趋势(图 2);过氧化氢酶(CAT)无显著变化($P>0.05$; 图 2);抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化物酶(POD)活性均在失水60%时显著升高后下降($P<0.01$; 图 2);SOD、CAT、APX和POD复水2h后均恢复至WL 0%生理水平。

脯氨酸、可溶性糖及藻胆蛋白含量 与对照组相比,红毛菜脯氨酸含量在失水率30%和60%时显著增加($P<0.01$),在失水30%时达到峰值,增加68.7%(图 3);与对照组相比,红毛菜可溶性糖含量在失水60%和90%时均显著增加($P<0.05$),在失水90%时增加28.8%(图 3)。藻红蛋白和别藻蓝蛋白

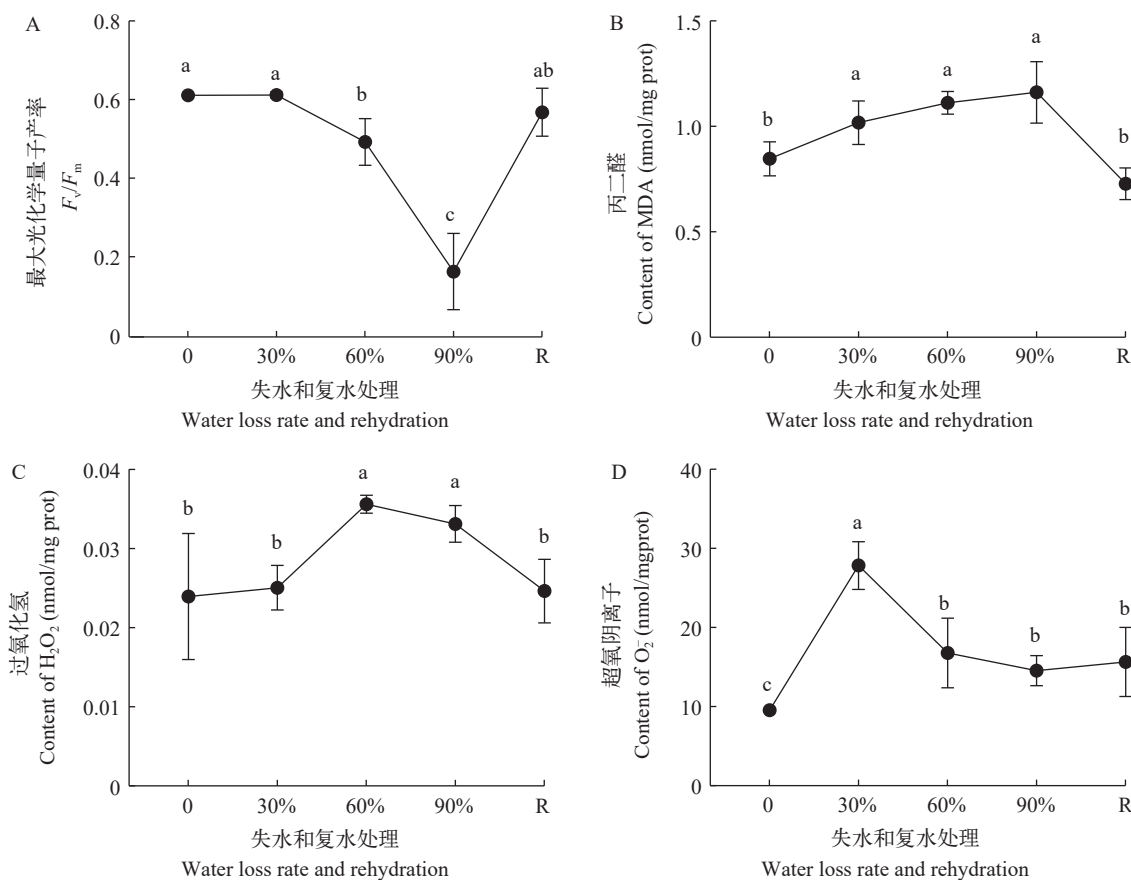


图 1 失水和复水处理下红毛菜抗氧化指标变化

Fig. 1 Changes of antioxidant indicators in *B. fuscopurpurea* under dehydration and rehydration treatment

A. 最大光化学量子产率; B. 丙二醛含量; C. 过氧化氢含量; D. 超氧阴离子含量; 4个失水梯度: 0、30%、60%、90%; R代表复水2h。不同字母表示两组数据有显著性差异($P<0.05$)

A. F_v/F_m ; B. content of MDA; C. content of H_2O_2 ; D. content of O_2^- ; Four different water loss rate: 0, 30%, 60%, and 90%; R represents rehydration for 2h; Different letters indicate significant difference ($P<0.05$)

含量均在失水60%时显著增加($P<0.01$, 图4), 复水2h后恢复至WL 0%生理水平; 而藻蓝蛋白含量无显著变化($P>0.05$)。

2.2 转录组分析结果

DEGs分析及转录组数据验证 与WL 0%处理相比, 在失水胁迫30%、60%、90%下分别鉴定到了742、206、674个基因转录上调表达, 以及517、213、526个基因转录下调表达。在复水后鉴定到1472个基因转录上调表达, 1772个基因转录下调表达(图5; $|\log_2FC| \geq 1$, $FDR<0.05$)。进一步, 从转录组数据库中随机挑选12条基因设计定量引物, 利用qRT-PCR技术分别测定这些基因转录表达情况, 结果显示10条基因相对转录表达趋势与表达谱结果一致, 说明表达谱数据准确性较高(图版 I)。

DEGs趋势分析 对转录组测序结果中的

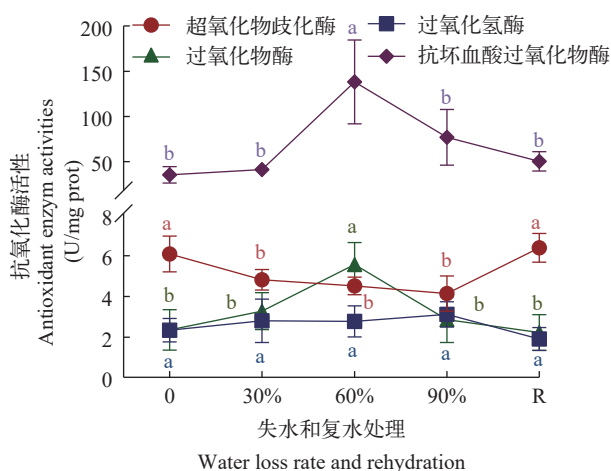


图2 失水和复水处理下红毛菜抗氧化酶活变化

Fig. 2 Changes of antioxidant enzyme activities of *B. fuscopurpurea* under dehydration and rehydration treatment

R代表复水2h; 不同字母表示两组数据有显著性差异($P<0.05$); 下同

R represents rehydration for 2h. Different letters indicate significant difference ($P<0.05$); The same applies below

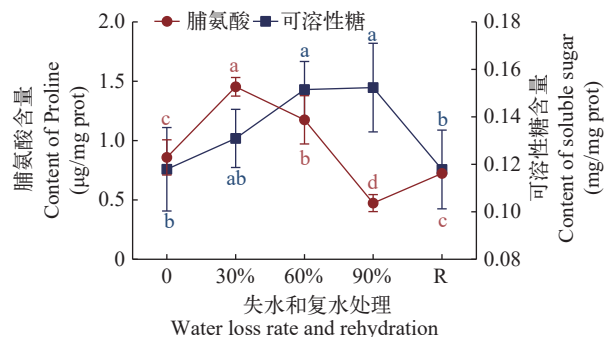


图3 失水和复水处理下红毛菜脯氨酸和可溶性糖含量变化

Fig. 3 Contents of proline and soluble sugars of *B. fuscopurpurea* under dehydration and rehydration treatment

DEGs进行趋势分析(图6), 富集到6组显著趋势模块($P<0.05$), 分别是Profile0 (807个基因)、Profile13 (769个基因)、Profile16 (388个基因)、Profile5 (386个基因)、Profile18 (358个基因)、Profile19 (302个基因)。

差异基因KEGG功能富集分析 根据模块结果, 选择具有显著趋势特异性的Profile0 (伴随胁迫程度的加剧及复水后持续下调表达的基因)、Profile18 (伴随胁迫程度的加剧先上调后维持不变并且复水后下调表达的基因)和Profile19 (伴随胁迫程度的加剧及复水后持续上调表达的基因)进行KEGG富集分析(图7)。在Profile0中富集到氨基酸的生物合成、氨酰基-tRNA合成酶、真核生物中的核糖体生物发生和核糖体相关通路基因。在Profile18中富集到核糖体通路相关基因。在Profile19中富集到光合作用和ABC转运蛋白相关基因。

差异表达基因 将三个模块显著差异的基因绘制成热图。在Profile0中发现22条氨基酸合成、6条氨酰基-tRNA合成酶(aaRS)和15条核糖体生物发生及25条核糖体亚基蛋白基因在复水过程中均呈下调表达(图8)。在Profile18中发现38条核

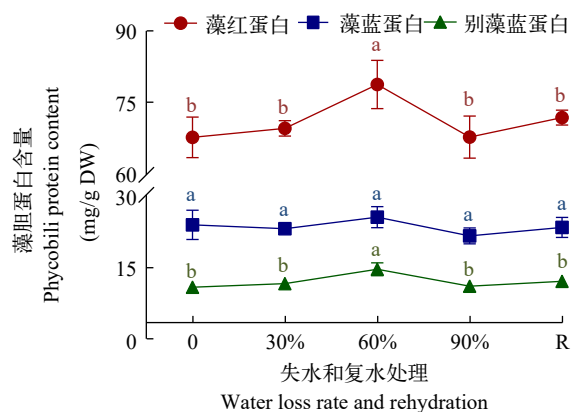


图4 失水和复水处理下红毛菜藻胆蛋白含量变化

Fig. 4 Changes in the phycobiliprotein contents of *B. fuscopurpurea* under different dehydration and rehydration treatments

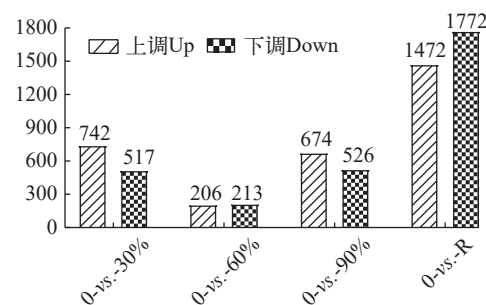


图5 失水与复水处理下红毛菜差异表达基因数量

Fig. 5 Numbers of DEGs under different dehydration and rehydration treatments in *B. fuscopurpurea*

糖体亚基蛋白基因在失水90%过程中上调表达(60%失水时轻微上调表达), 包括19条大亚基蛋白和19条小亚基蛋白。2条热激蛋白基因在失水60%和90%上调表达(图9)。在Profile19中注释到8条光

合作用相关基因大部分在复水过程中上调表达, *petB* 在失水90%时上调表达(图9)。

3 讨论

3.1 红毛菜抗氧化系统对失水和复水的响应

在本研究中, 红毛菜 F_v/F_m 随着失水程度的增加而显著降低, 复水2h后恢复至WL 0生理水平。这表明红毛菜在失水过程中光合作用受到强烈抑制, 复水后光合作用能够恢复至未做失水处理下的生理水平。这一结果与坛紫菜在应答失水和复水处理的研究结果类似^[19]。这些结果表明, 红毛菜在失水过程中可能通过下调光合作用以减少细胞损伤, 而复水后通过恢复光合作用来增加能量供给以维持代谢活动。

研究表明, 失水胁迫导致多种大型海藻体内ROS含量升高, 为了减轻氧化胁迫, 藻体激活抗氧化系统以清除或抑制ROS的产生^[10, 25]。本研究发现, 失水处理显著改变了红毛菜ROS种类和含量, 而复水处理则让ROS含量恢复到未失水处理组的水平(图1), 表明红毛菜能够快速调节藻体中的ROS含量以应对潮汐引起的快速失水-复水周期性变化。有研究发现, ROS有可能作为信使分子参与藻类和植物的多种代谢活动^[6]。因此, 红毛菜可能具备一种精细的调控机制, 能够在ROS的有益作用和

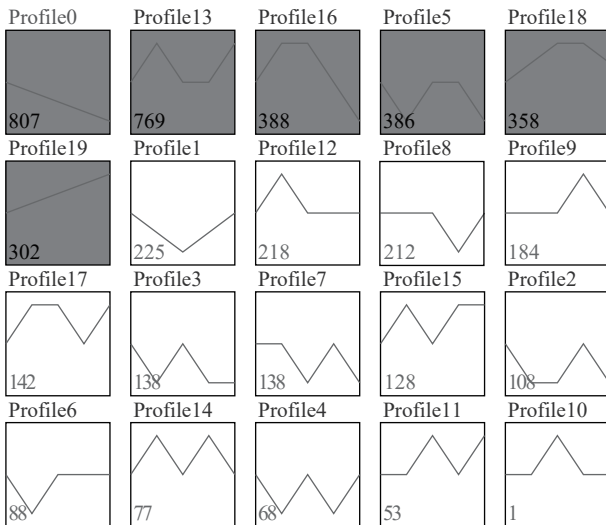


图6 差异表达基因趋势模块

Fig. 6 DEGs trends module

不同趋势模块展示差异表达基因随失水程度递增(0、30%、60%、90%)及复水后相对表达量趋势; 灰色profile代表 $P < 0.05$

The different trend modules show the trend of differentially expressed genes with increasing water loss rate (0, 30%, 60%, 90%) and 2h of rehydration; the profile with grey represent $P < 0.05$

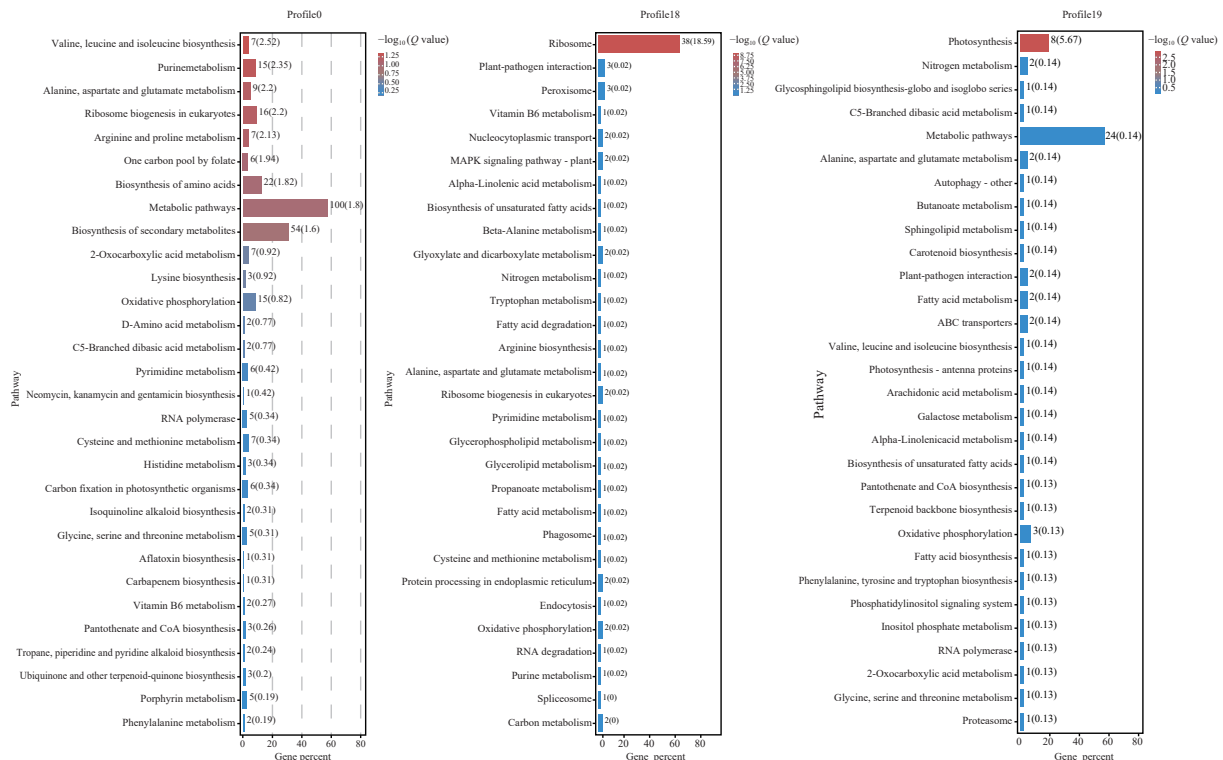


图7 红毛菜失水和复水处理下三个模块的差异基因KEGG通路富集

Fig. 7 The KEGG pathway enrichment of DEGs of three modules in *B. fuscopurpurea* under dehydration and rehydration treatments

低度失水处理下主要通过抗氧化酶和抗氧化剂的变化协同发挥作用清除ROS, 保护细胞不受过氧化损伤。

此外, 藻胆蛋白也可作为抗氧化剂清除ROS, 藻胆蛋白的发色基团跟已知具有抗氧化活性的胆红素结构近似, 大量研究证实藻红和藻蓝蛋白都具有抗氧化功能^[33, 34]。在失水胁迫下, 坛紫菜等两种紫菜的藻胆蛋白含量升高有利于减少ROS的产生, 并充当抗氧化剂抵抗氧化应激^[20, 35]; 真江蓠在失水胁迫2h后藻红蛋白和藻蓝蛋白含量显著增加, 这可能有助于清除藻体在失水胁迫后产生的ROS^[8]。在本研究中, 红毛菜在失水60%时, 藻红蛋白和别藻蓝蛋白含量均显著增加(图4), 由此推测, 红毛菜藻胆蛋白在中低度失水的时候也在发挥抗氧化功能清除ROS。

植物水分变化可以改变其细胞渗透压从而大幅影响代谢活动, 而脯氨酸和可溶性糖是常见的渗透压调节剂。研究表明, 在失水胁迫下, 耐旱植物中国沙棘提高渗透压调节剂脯氨酸的含量用于减少亚细胞结构损伤^[36]。可溶性糖不仅能够调节植物细胞内的渗透压, 还能保护细胞免受渗透胁迫的伤害^[37]。坛紫菜在失水胁迫下同样存在类似现象^[13]。本研究结果显示, 红毛菜脯氨酸含量和可溶性糖含量在失水处理下显著增加, 在复水后恢复未失水处理组的水平(图3)。这表明, 红毛菜可以通过调节脯氨酸和可溶性糖含量来适应快速的潮汐变化引起的渗透压变化。

3.2 红毛菜应答失水和复水的分子机制

失水应答机制 本实验在转录组中注释到8条光合作用相关基因(*psbC*、*psbB*、*psbE*、*psaA*、*PetA*、*PetB*和2条*F-ATPase*; 图9), 其中大部分在失水过程中下调表达, 与 F_v/F_m 的变化对应(图1)。Wang等^[1]发现采集自福建省莆田市的红毛菜的 F_v/F_m 也在失水胁迫下大幅度下降, 但其大多数光合作用相关的DEGs在失水后上调表达, 这与本研究的转录组结果不同^[1]。推测可能是由于实验品系以及方法上的差异。大型海藻对环境胁迫的应答常存在品系上的差异, 比如坛紫菜耐高温品系和高温敏感品系在应对高温胁迫时基因表达模式差异较大^[38]。基于本研究结果, 失水胁迫在生理和转录水平都表现出对采集自赤屿岛的红毛菜品系的光合作用的抑制效应。

陆生固氮蓝藻发菜(*Nostoc flagelliforme*)和墨角藻在失水条件下通过上调核糖体代谢基因的表达以帮助抵抗失水相关的蛋白质的合成和正确折叠, 并参与渗透调节等相关生理活动^[15]。这与本研

究结果类似, 红毛菜在失水过程中上调表达的关键基因主要有核糖体蛋白和热激蛋白相关基因(图9)。这表明, 红毛菜可能通过激活核糖体蛋白相关基因表达进而促进耐失水相关蛋白质合成以帮助藻体适应失水胁迫。热激蛋白在抵抗非生物胁迫中同样发挥着重要作用。研究表明, 除热应激外, 水分、低温、高盐胁迫等均能够诱导热激反应^[39]。热激蛋白参与了生物体内许多代谢过程, 细胞中水分持续流失会导致错误蛋白积累, 进而诱导热激蛋白等分子伴侣发挥作用。比如, 紫菜*P. orbicularis*在失水胁迫中通过上调热激蛋白等分子伴侣基因表达以防止蛋白质聚集和抑制细胞损伤^[35]。本研究发现, 热激蛋白基因在失水60%和90%处理下上调表达, 表明热激蛋白可能参与了调控较严重失水胁迫下的蛋白质折叠和修复。由此可见, 在失水胁迫下, 红毛菜通过合成核糖体蛋白和热激蛋白分别参与调控耐失水相关蛋白的合成和损伤修复, 这是维持蛋白质稳态的关键方式之一。

复水应答机制 本研究的实验材料为野生红毛菜品系CY, 天然分布在半日潮海区, 即每天经历两次潮水涨落, 因此理论上红毛菜需要在复水后快速恢复其生理功能。以往研究已经观察到红毛菜 F_v/F_m 随潮水涨落而发生快速应答^[1, 2], 但红毛菜的快速恢复机制研究还未见报道。本研究发现在复水过程中显著下调表达的关键基因包括氨基酸合成、aaRS、核糖体生物发生和核糖体蛋白相关基因(图8)。在中心法则中, 从RNA到蛋白质要经过翻译过程, aaRS在这一过程中发挥了关键作用^[40]。此外, aaRS还直接参与调节rRNA的合成、抑制细胞凋亡和免疫应答等^[40]。研究表明, 在核糖体发生过程中, 最核心的步骤除了核仁内部rRNA的转录之外, 还有核糖体蛋白(Ribosomal proteins, RPs)的表达、rRNA前体(rRNA precursor, pre-rRNA)的加工和运输及核糖体亚基的组装^[41]。Boulon等^[42]研究发现, 在胁迫条件(如营养不足、缺氧、缺少RPs和化学药物)下, 核糖体生物发生过程会受到干扰。而核糖体的生物发生是一个高耗能过程, 研究表明, 核糖体的生物合成消耗细胞内约80%的能量^[43]。本研究表明红毛菜在复水过程中可能通过抑制一部分氨基酸、aaRS和核糖体蛋白质合成以节省能量, 进而帮助红毛菜其他生理功能的恢复。

本研究发现大量光合作用相关基因在红毛菜复水时上调表达(图9), 其中包括编码PS II、PS I、Cyt b6f和F-ATPase这4个色素蛋白复合体的*psbC*、*psbB*、*psbE*、*psaA*、*PetA*、*PetB*, 以及2条*F-ATPase*基因, 与 F_v/F_m 变化相对应。这表明红毛菜在复水

过程中可能通过上调光反应中心的色素蛋白表达以提高光合效率, 有助于快速恢复生长并适应环境变化。而藻红蛋白和别藻蓝蛋白含量也在红毛菜复水后显著增加(图 4)。失水的真江蓠在复水处理后, 其色素蛋白含量显著增加且类囊体膜蛋白基因上调表达, 这有利于促进光合作用迅速恢复^[8]。因此, 红毛菜在复水后, 其光合作用相关色素蛋白和关键基因的上调表达为生理功能的迅速恢复提供了能量, 可以提高适应潮间带水分变化的能力。

植物ABC转运蛋白分为ABCA-ABCG和ABCI等8个亚族, B亚族成员主要参与激素类物质运输与调控, C亚族成员参与转运代谢产物和重金属解毒, G亚族成员功能最为广泛, 参与内外源代谢物和激素类物质转运、重金属解毒、细胞发育、器官形成和逆境胁迫响应^[44]。研究发现, 在失水和复水过程中, 紫菜*P. orbicularis*通过上调表达ABC基因合成跨膜转运蛋白, 这有助于转运各种有毒化合物, 进而帮助维持细胞稳态^[45]。在本研究中, 红毛菜ABCG亚族蛋白在失水处理下大部分呈下调表达, 复水过程中明显上调表达(图 9), 因此推测ABCG亚族蛋白在复水过程中可能通过转运有毒代谢物来帮助藻体恢复代谢活动。

4 结论

本研究分析了红毛菜原叶体在生理生化及转录表达水平对失水和复水处理的应答。结果表明, 为了应对失水胁迫, 藻体通过降低光合作用来减少能量供应, 通过调节细胞内部分抗氧化酶活性和抗氧化剂含量来应对氧化应激, 还通过合成耐失水相关核糖体蛋白和启动分子伴侣等防御功能以维持细胞内蛋白稳态。复水后, 藻体通过增强光合作用提高能量供给, 通过抑制部分氨基酸、aaRS和核糖体生物发生介导的核糖体蛋白质合成以节省能量, 以及加强转运有毒代谢产物以帮助红毛菜迅速恢复生理代谢活动。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

参考文献:

- [1] Wang W, Shen Z, Sun X, *et al.* De novo transcriptomics analysis revealed a global reprogramming towards dehydration and hyposalinity in *Bangia fuscopurpurea* gametophytes (Rhodophyta) [J]. *Journal of Applied Phycology*, 2019, **31**(1): 637-651.
- [2] Xia J R, Tian Q R, Gao K S. The daily course of photosynthesis *in situ* in the economic macroalgae *Bangia fuscopurpurea* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(6): 1524-1531. [夏建荣, 田其然, 高坤山. 经济海藻红毛菜原位光合作用日变化 [J]. 生态学报, 2010, **30**(6): 1524-1531.]
- [3] Wang W J, Shen Z G, Sun X T, *et al.* Photosynthetic response of *Bangia fuscopurpurea* (Bangiales, Rhodophyta) towards dehydration and hyposalinity [J]. *Biologia*, 2018, **73**(4): 333-337.
- [4] Møller I M, Jensen P E, Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2007(58): 459-481.
- [5] Del Río L A. ROS and RNS in plant physiology: an overview [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, **66**(10): 2827-2837.
- [6] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004(55): 373-399.
- [7] Hayat S, Hayat Q, Alyemeni M N, *et al.* Role of proline under changing environments: a review [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, **7**(11): 1456-1466.
- [8] Fu F, Wang R, Zhao M, *et al.* The mechanism underlying the response of *Agarophyton vermiculophyllum* to desiccation-rehydration stress [J]. *Aquatic Botany*, 2023(184): 103599.
- [9] Xie J, Xu Y, Ji D H, *et al.* Physiological response of the antioxidant system in *Pyropia haitanensis* to desiccation stress [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2014, **21**(2): 405-412. [谢佳, 徐燕, 纪德华, 等. 坛紫菜叶状体对失水胁迫的抗氧化生理响应 [J]. 中国水产科学, 2014, **21**(2): 405-412.]
- [10] Flores-Molina M R, Thomas D, Lovazzano C, *et al.* Desiccation stress in intertidal seaweeds: effects on morphology, antioxidant responses and photosynthetic performance [J]. *Aquatic Botany*, 2014(113): 90-99.
- [11] Wang Z, Lu C, Chen J, *et al.* Physiological and multi-omics responses of *Neoporphyra haitanensis* to dehydration-rehydration cycles [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, **22**(1): 168.
- [12] Han Z G, He L J, Gu J G, *et al.* Photosynthetic performance of *Cladophora fascicularis* during its dehydration and rehydration [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, **24**(11): 1291-1294. [韩志国, 贺立静, 顾继光, 等. 束生刚毛藻脱水 and 复水过程中光合作用的变化 [J]. 生态学报, 2005, **24**(11): 1291-1294.]
- [13] Shi J, Wang W, Lin Y, *et al.* Insight into transcriptome of *Pyropia haitanensis* under desiccation stress based on integrative analysis of omics and transformation [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, **19**(1): 475.
- [14] Wang L, Mo Z, Yu X, *et al.* Characterization of the basic leucine zipper transcription factor family of *Neoporphyra haitanensis* and its role in acclimation to dehydration stress [J]. *BMC Plant Biology*, 2023, **23**(1): 617.
- [15] Pearson G A, Hoarau G, Lago-Leston A, *et al.* An expressed sequence tag analysis of the intertidal brown seaweeds *Fucus serratus* (L.) and *F. vesiculosus* (L.) (Heterokontophyta, Phaeophyceae) in response to abiotic stressors [J]. *Marine Biotechnology*, 2010, **12**(2): 195-213.

- [16] Yu X, Mo Z, Tang X, *et al.* Genome-wide analysis of HSP70 gene superfamily in *Pyropia yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta): identification, characterization and expression profiles in response to dehydration stress [J]. *BMC Plant Biology*, 2021, **21**(1): 435.
- [17] Chen C S, Xu Y, Ji D H, *et al.* A preliminary study on cultivation of the crossbred *Porphyra haitanensis* thallus and their economic characteristics [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2007, **31**(1): 97-104. [陈昌生, 徐燕, 纪德华, 等. 坛紫菜品系间杂交藻体选育及经济性状的初步研究 [J]. 水产学报, 2007, **31**(1): 97-104.]
- [18] He P M, Zhang Z Y, Zhang X C, *et al.* Seaweed Cultivation [M]. Beijing: Science Press, 2018. [何培民, 张泽宇, 张学成, 等. 海藻栽培学 [M]. 北京: 科学出版社, 2018.]
- [19] Xu K, Xu Y, Ji D, *et al.* Proteomic analysis of the economic seaweed *Pyropia haitanensis* in response to desiccation [J]. *Algal Research*, 2016(19): 198-206.
- [20] Gao H F. The variation in the contents of phycobiliproteins from *Porphyra haitanensis* collected in different growing stages [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1993, **24**(6): 645-648. [高洪峰. 不同生长期坛紫菜中藻胆蛋白的含量变化 [J]. 海洋与湖沼, 1993, **24**(6): 645-648.]
- [21] Costa V, Angelini C, De Feis I, *et al.* Uncovering the complexity of transcriptomes with RNA-seq [J]. *Journal of Biomedicine & Biotechnology*, 2010(2010): 853916.
- [22] Zhang X M, Zhao L, Larson-Rabin Z, *et al.* De novo sequencing and characterization of the floral transcriptome of *Dendrocalamus latiflorus* (Poaceae: Bambusoideae) [J]. *PLoS One*, 2012, **7**(8): e42082.
- [23] Grabherr M G, Haas B J, Yassour M, *et al.* Full-length transcriptome assembly from RNA-Seq data without a reference genome [J]. *Nature Biotechnology*, 2011, **29**(7): 644-652.
- [24] Conesa A, Madrigal P, Tarazona S, *et al.* A survey of best practices for RNA-seq data analysis [J]. *Genome Biology*, 2016, **17**(1): 13.
- [25] Bischof K, Rautenberger R. Seaweed Responses to Environmental Stress: Reactive Oxygen and Antioxidative Strategies [M]. Seaweed Biology. Berlin: Springer-Verlag, 2012: 109-132.
- [26] Lu I F, Sung M S, Lee T M. Salinity stress and hydrogen peroxide regulation of antioxidant defense system in *Ulva fasciata* [J]. *Marine Biology*, 2006, **150**(1): 1-15.
- [27] Kumar M, Kumari P, Reddy C R K, *et al.* Salinity and Desiccation Induced Oxidative Stress Acclimation in Seaweeds [M]. Advances in Botanical Research. Amsterdam: Elsevier, 2014: 91-123.
- [28] Reddy C R K, Manoj K. Oxidative Stress Tolerance Mechanisms in Marine Macroalgae (Seaweeds) [M]. Lap Lambert Academic Publishing, 2012, ISBN-13: 978-3-8473-7432-7439.
- [29] Liu Y C. Mechanism for differential desiccation tolerance in *Porphyra* species [D]. Boston: Northeastern University, 2009: 63-67.
- [30] Wang X, Liu H, Yu F, *et al.* Differential activity of the antioxidant defence system and alterations in the accumulation of osmolyte and reactive oxygen species under drought stress and recovery in rice (*Oryza sativa* L.) tillering [J]. *Scientific Reports*, 2019, **9**(1): 8543.
- [31] Sharma P, Dubey R S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings [J]. *Plant Growth Regulation*, 2005, **46**(3): 209-221.
- [32] Veljovic-Jovanovic S, Kukavica B, Stevanovic B, *et al.* Senescence-and drought-related changes in peroxidase and superoxide dismutase isoforms in leaves of *Ramonda serbica* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**(8): 1759-1768.
- [33] Ashaolu T J. The powerful phycobiliproteins-phyco-cyanin and phycoerythrin: pleiotropic applications and biofunctional uses [J]. *Algal Research*, 2024(82): 103636.
- [34] Castro-Gerónimo V D, García-Rodríguez R V, Sánchez-Medina A, *et al.* C-phycoerythrin: a phycobiliprotein from *Spirulina* with metabolic syndrome and oxidative stress effects [J]. *Journal of Medicinal Food*, 2024, **27**(9): 807-813.
- [35] López-Cristoffanini C, Zapata J, Gaillard F, *et al.* Identification of proteins involved in desiccation tolerance in the red seaweed *Pyropia orbicularis* (Rhodophyta, Bangiales) [J]. *Proteomics*, 2015, **15**(23/24): 3954-3968.
- [36] Zhang T, Gao G, Liu J, *et al.* Transcripts and ABA-dependent signaling in response to drought stress in *Hippophae rhamnoides* L [J]. *Trees*, 2020, **34**(4): 1033-1045.
- [37] Afzal S, Chaudhary N, Singh N K. Role of Soluble Sugars in Metabolism and Sensing Under Abiotic Stress [M]. Plant Growth Regulators. Cham: Springer International Publishing, 2021: 305-334.
- [38] Xu L J. Rapid assessment of heat resistance of *Pyropia haitanensis* based on chlorophyll fluorescence parameter [D]. Xiamen: Jimei University, 2022: 38-48. [徐琳杰. 基于叶绿素荧光参数快速评价坛紫菜的耐高温能力 [D]. 厦门: 集美大学, 2022: 38-48.]
- [39] Wu J, Gao T, Hu J, *et al.* Research advances in function and regulation mechanisms of plant small heat shock proteins (sHSPs) under environmental stresses [J]. *The Science of the Total Environment*, 2022(825): 154054.
- [40] Yu Y C, Han J M, Kim S. Aminoacyl-tRNA synthetases and amino acid signaling [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Cell Research*, 2021, **1868**(1): 118889.
- [41] Waltz F, Nguyen T T, Arrivé M, *et al.* Small is big in *Arabidopsis* mitochondrial ribosome [J]. *Nature Plants*, 2019, **5**(1): 106-117.
- [42] Boulon S, Westman B J, Hutten S, *et al.* The nucleolus under stress [J]. *eLife*, 2010, **40**(2): 216-227.
- [43] James A, Wang Y, Raju H, *et al.* Nucleolar stress with and without *p53* [J]. *Nucleus*, 2014, **5**(5): 402-426.
- [44] Do T H T, Martinoia E, Lee Y. Functions of ABC transporters in plant growth and development [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018(41): 32-38.

- [45] Fierro C, López-Cristoffanini C, Meynard A, *et al.* Expression profile of desiccation tolerance factors in intertidal seaweed species during the tidal cycle [J]. *Planta*, 2017, **245**(6): 1149-1164.

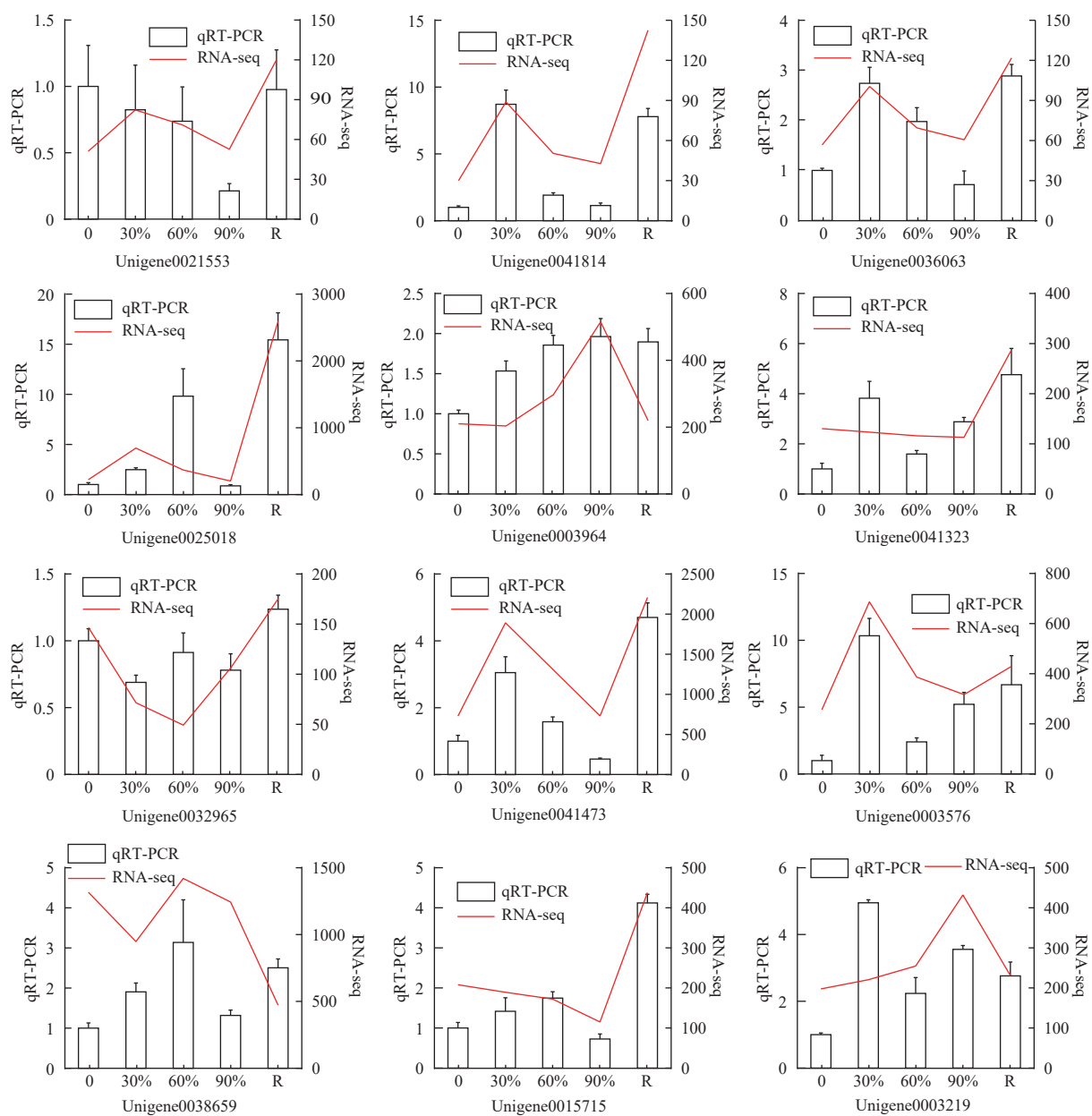
PHYSIOLOGICAL PERFORMANCE AND TRANSCRIPTIONAL ANALYSIS OF *BANGIA FUSCOPURPUREA* IN RESPONSE TO DEHYDRATION AND REHYDRATION

ZHANG Ya-Wen^{1,2,3}, LIN Mi^{1,2,3}, XU Kai^{1,2,3}, XU Yan^{1,2,3}, JI De-Hua^{1,2,3}, WANG Wen-Lei^{1,2,3}, CHEN Chang-Sheng^{1,2,3} and XIE Chao-Tian^{1,2,3}

(1. Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China; 2. Fujian Engineering Research Center of Aquatic Breeding and Healthy Aquaculture, Xiamen 361021, China; 3. Key Laboratory of Healthy Mariculture for the East China Sea, Ministry of Agriculture, Xiamen 361021, China)

Abstract: Thalli of the economically important red alga *Bangia fuscopurpurea* mainly inhabit the intertidal rocks. Consequently, they experience approximately two dehydration/rehydration cycles per day. During the tidal cycle, the thalli can lose around 90% of water at low tide and rapidly recover to normal water content after rehydration, indicating that *B. fuscopurpurea* has the ability to adapt to the rapid water changes induced by the tidal cycle. However, little is known about the mechanisms by which *B. fuscopurpurea* adapts to tidal changes. Therefore, a wild strain of *B. fuscopurpurea* was used to assess its response to 2h dehydration (with 5 water loss rates: 0, 30%, 60%, 90%) and 2h rehydration (pretreated with 2h dehydration at a 90% water loss rate) by examining physiological traits and the transcriptome. The present study found that the maximum photochemical quantum yield (F_v/F_m) of *B. fuscopurpurea* decreased significantly with the increasing dehydration level. Meanwhile, the contents of superoxide anion (O_2^-) and hydrogen peroxide (H_2O_2) increased significantly and peaked at 30% and 60% water loss, respectively. The content of malondialdehyde (MDA) also increased with dehydration level. After rehydration, F_v/F_m and contents of O_2^- , H_2O_2 , and MDA returned to the levels of 0 water loss rate (WL0%) treatment group. Activities of superoxide dismutase (SOD) showed a decreasing trend with increasing desiccation. Ascorbate peroxidase (APX) and peroxidase (POD) increased significantly by dehydration, both peaking at 60% water loss, while catalase (CAT) did not change significantly. After rehydration, the activities of SOD, CAT, APX, and POD all returned to the levels of the WL 0% treatment. Dehydration significantly elevated proline and soluble sugar contents of *B. fuscopurpurea*. Additionally, the contents of phycoerythrin and allophycocyanin increased markedly at 60% water loss. These findings suggest that the algae's adaptation to dehydration is facilitated by enhanced intracellular antioxidant enzyme activities and antioxidant contents, and by reducing photosynthesis to minimize cell damage. In addition, by comparing the transcriptional expression profiles of *B. fuscopurpurea* under different dehydration and rehydration treatments, we screened 3043 differential genes. Differential gene enrichment analysis revealed that genes related to ribosomal proteins and heat-excited proteins were up-regulated by dehydration treatment, while genes related to amino acid synthesis, aminoacyl-tRNA synthetase (aaRS), and ribosomal biogenesis-mediated ribosomal protein-related genes were significantly down-regulated by rehydration. This study further analyzed the expression patterns of these key genes and found that algae maintain intracellular homeostasis by synthesizing dehydration-tolerant ribosomal proteins and initiating defense functions such as molecular chaperones. In response to rehydration, the inhibition of amino acid metabolism, aaRS, and ribosome biogenesis-mediated synthesis of ribosomal proteins was employed to conserve energy. In addition, efforts were made to enhance the energy supply from the light reactions of photosynthesis and the transport of toxic metabolites to assist *B. fuscopurpurea* in resuming metabolic activities. In summary, this study analyzed the physiological and transcriptional responses of *B. fuscopurpurea* to dehydration and rehydration, and identified key response genes. The results can contribute to a deeper understanding of the response of intertidal macroalgae to rapid water changes, as well as provide a data reference for the selection and breeding of *B. fuscopurpurea*.

Key words: *Bangia fuscopurpurea*; Dehydration; Rehydration; Physiological response; Antioxidant system; Transcriptome; Differentially expressed gene



图版 I 失水和复水处理下红毛菜转录组12条基因定量验证

Plate I Quantitative validation of 12 genes in the transcriptome of *B. fuscopurpurea* under dehydration and rehydration treatment