PIBB 生物化学与生物物理进展
Progress in Biochemistry and Biophysics
2025，52（7）：1833~1852
www.pibb.ac.cn

生物大分子介导的水生污损生物黏附机制*

何 丹[1,2)] 李世国[1,2)**] 战爱斌[1,2)**]

（[1)] 中国科学院生态环境研究中心，北京 100085；[2)] 中国科学院大学资源与环境学院，北京 100049）

摘要 部分水生生物可以通过特殊的器官、组织或结构所分泌的生物大分子黏附在水下材料表面，引起严重的生物污损问题，影响水生态系统健康和人类生产生活。生物污损已经成为亟待解决的全球性生态环境难题之一。黏附行为是生物污损发生的基础，深入了解水生生物的黏附机制对解决生物污损治理问题至关重要。蛋白质、脂质和碳水化合物等生物大分子是水生污损生物黏附物质中的主要功能成分。这些生物大分子在不同的水生物种中既具有种类和特征的多样性，又具有黏附机制的统一性。尽管科学研究在这些方面取得了很大进展，但对于生物大分子介导的水生污损生物的黏附机制尚缺乏全面的总结，尤其是对脂质和碳水化合物在其中的作用缺乏系统了解。通过对现有文献报道的梳理，本文全面总结了三类生物大分子在水生污损生物黏附过程中的作用机制：蛋白质通过特殊功能氨基酸、保守结构域和翻译后修饰主导界面黏附与内聚，在水生污损生物黏附过程中起核心作用；脂质通过疏水屏障形成抗氧化保护等功能增强黏附结构的稳定性；碳水化合物则通过参与内聚过程及增强黏附物质的抗酶解能力来保障黏附界面的长效性。基于上述机制，本文还提出了强化蛋白质的黏附功能、明确脂质在黏附过程中的作用、厘清碳水化合物的黏附作用方式以及关注多种生物大分子的协同作用机制等未来该学科领域的潜在研究方向和亟待解决问题。本综述内容可以为深入了解水生污损生物的水下黏附行为提供参考，并为制定高效的以机制为基础的防污策略提供理论指导。

关键词 水生生物，生物污损，黏附，生物大分子，黏附机制
中图分类号 Q178.1 **DOI**：10.16476/j.pibb.2025.0040 **CSTR**：32369.14.pibb.20250040

水生生物通常可以借助特定的器官、组织或结构黏附到自然或人工水下基质表面，引起环境污染和水下设施损伤，这一种现象被称为生物污损（biofouling）[1]。当某种基质材料浸没于水体后，其表面会迅速被有机分子（如腐殖质和溶解性有机物等）覆盖，形成条件膜；随后，微生物（如细菌和真菌孢子等）通过物理化学作用附着其上并分泌胞外聚合物，形成复杂的生物膜；最终，较大的生物体（如大型藻类、软体动物、棘皮动物和节肢动物等）借助生物大分子黏附到基质材料表面，逐步形成稳定的污损生物层[2]。这一污损过程在各种海洋和淡水生态系统中都较为常见，其中有记录的海洋污损物种已经超过5 000种[3]。相较于水生生物的正常附着，生物污损的突出特征是能够引起生态危害和经济损失。一方面，它们与其他水生物种争夺生存空间和饵料资源，释放有毒产物，导致水生生物多样性下降和水体污染，威胁全球水生态系统健康[4]。另一方面，污损生物腐蚀材料表面、增加船舶航行阻力、妨碍水利设施运行并降低经济物种养殖产量，不仅造成巨大经济损失，还与全球双碳目标的实现形成冲突[5]。生物污损已成为亟待解决的全球性生态环境问题之一。

近些年来，人们逐渐开发出了物理、化学和生物等多种防污方法来应对严重的生物污损问题。物理法通过人工清除、水流冲刷、超声波破碎、紫外线杀灭等手段去除污损生物，操作简便，但易对基质材料造成损伤，防污效果难以长期维持[6]。化学法通过投放或涂覆化学物质来抑制或杀灭污损生物，效率较高，但会引起水体二次污染[7]。目前，基于化学法的作用原理已经研发出多种防污涂层和

---

* 国家自然科学基金（42276116）资助项目。

** 通讯联系人。

李世国 Tel：010-62841639，E-mail：sgli@rcees.ac.cn
战爱斌 Tel：010-62849882，E-mail：azhan@rcees.ac.cn

收稿日期：2025-01-21，接收日期：2025-04-01

涂料（如自抛光涂层、仿生涂料等），虽然它们兼具高效性和环保性，但成本较高且多数处于实验室研究阶段，难以大规模推广应用[8]。生物法主要通过捕食等食物链关系移除污损生物，具有环境友好性，但存在效率低以及外来物种入侵等生态风险[9]。可见，尽管这些防污措施发挥了积极的作用，但鉴于它们的局限性和不足之处，仍无法有效应对全球范围内日益严重的生物污损问题。

上述防污手段的效能不足，根本原因在于对水生生物污损的认识不够深入，特别是对污损生物的黏附机制缺乏系统的了解。已有的研究表明，黏附（adhesion）是生物污损发生的重要前提和基础，也是开展防污攻关的关键切入点[10]。不同污损物种在长期进化历史过程中形成了多样化的黏附方式，包括结构黏附、胶黏附和黏液黏附等，同时也展现出器官、细胞和分子水平的趋同进化特征[11]。黏附主要发生在水生污损生物的幼虫期和成体期，通过永久黏附、暂时黏附和临时黏附等多种形式来实现。一些水生生物可以利用自身分泌的黏附物质终生固定在水下基质表面，实现永久黏附；一些水生生物在完成黏附后可以从基质表面脱离，反复发生黏附和脱黏附行为，被称为暂时黏附；还有一些水生物种则在水下基质表面黏附的同时还能不断移动，留下一层黏性薄膜，是临时黏附的主要表现。这些黏附都依赖于水生生物特殊器官、组织或结构中的专门腺体（如足丝腺、胶黏腺、黏附腺、管腺、黏液腺等）分泌的黏附物质来实现[12]。其中，生物大分子如蛋白质、脂质和碳水化合物在黏附过程中发挥了关键作用，它们的作用成为生物污损的重要表现形式[13]。目前，对黏附物质中的生物大分子的研究已有重要进展（表1）。蛋白质是黏附物质的主要功能成分，常见的如贻贝的足丝蛋白、藤壶（*Balanus crenatus*）和管蠕虫的胶蛋白和海星的管足蛋白等，其种类因物种不同而异，但在功能上又常表现出合成和分泌部位明确、氨基酸组成相似、结构域高度保守、富含翻译后修饰等一致特征。这些特征确保了蛋白质通过化学作用实现内聚和界面作用，从而使污损生物牢固黏附于水下基质

Table 1　Composition of adhesive substances of aquatic fouling organisms

表1　水生污损生物黏附物质的组成成分

物种		蛋白质		脂质		碳水化合物		无机物	水分	参考文献
		干重	湿重	干重	湿重	干重	湿重			
节肢类	纹藤壶（*Amphibalanus amphitrite*）	~92%	—	~1%	—	~1%	—	~4%	—	［14］
	藤壶（*Balanus hameri*）	85.88%	—	0.95%	—	1.00%	—	4.58%	—	［15］
	藤壶（*Balanus crenatus*）	84.43%	—	0.69%	—	1.05%	—	4.18%	—	［15］
	纹藤壶（*Balanus amphitrite*）	—	~23%	—	~1%	—	~1.2%	—	~71%	［2］
棘皮类	青灰拟球海胆（*Paracentrotus lividus*）	6.40%	—	2.50%	—	1.20%	—	45.50%	—	［16］
	红海星（*Asterias rubens*）	20.60%	—	5.60%	—	8.00%	—	40.00%	—	［17］
	海参（*Holothuria forskali*）	59%	—	未检出	—	39%	—	11%	—	［18］
腹足类	欧洲笠螺（*Patella vulgate*）	32.80%	—	未检出	—	12.00%	—	30.0%~40.0%	—	［19］
		~31.7%	—	未检出	—	~14.4%	—	~49.3%	—	［20］
		~32.5%	—	未检出	—	~18.8%	—	~47.6%	—	［20］
	霸王莲花青螺（*Lottia gigantea*）	~36.8%	—	~0.3%	—	~18.4%	—	~43.0%	—	［21］
	粗面青螺（*Collisella scabra*）	~36.2%	—	~0.4%	—	~17.1%	—	~47.0%	—	［21］
	趾形青螺（*Collisella digitalis*）	~29.7%	—	~0.8%	—	~8.1%	—	~45.0%	—	［21］
	骨螺（*Nucella emarginata*）	~1.30%	—	~0.2%	—	~25.4%	—	~75.7%	—	［21］
	南极笠螺（*Nacella concinna*）	~31.3%	—	~2.51%	—	~12.4%	—	~50.3%	—	［21］
	平顶帽贝（*Lottia limatul*a）	86%	—	—	—	14%	—	—	~92.5%	［22］
	粗糙笠螺（*Patella aspera*）	—	~24%	—	~2%	—	~1.7%	—	~70%	［2］
双壳类	紫贻贝（*Mytilus edulis*）	92%	—	8%	—	0%	—	未检出	—	［23］
刺胞类	绣球海葵（*Metridium senile*）	—	~23%	—	~1%	—	~1.98%	—	~71%	［2］
环节类	管栖虫（*Serpula vermicularis*）	—	~22%	—	~1%	—	~0.2%	—	~72%	［2］
被囊类	皱褶海鞘（*Styela plicata*）	—	~23%	—	~2%	—	~1.01%	—	~72%	［2］

材料表面[14]。相比之下，对污损生物黏附物质中的脂质和碳水化合物的研究相对较少。已报道的研究显示，脂质可通过排除材料表面的水分子，促进黏附蛋白的引入和固化，并在外部保护其免受降解；碳水化合物则通过促进氢键和离子键的形成等过程参与蛋白质的内聚，起到辅助作用[24-25]。这些生物大分子在不同污损生物中的作用具有特异性，但其核心机制也常常展现出一定的共性[26]。因此，深入了解这些黏附共性和个性特征，尤其是蛋白质、脂质和碳水化合物等生物大分子在其中的核心作用，对研发广谱性或有针对性的高效防污技术至关重要。然而，目前尚缺乏对已经报道的这些生物大分子相关信息的全面分析和总结。

针对这些存在问题，本文全面总结了参与水生污损生物黏附过程的蛋白质、脂质和碳水化合物等生物大分子的种类、特征及功能，全面描述了它们的跨物种共性与物种特异性特征，并阐释了它们在黏附过程中的核心作用机制。鉴于水生生物黏附机制也是仿生领域的研究热点，本综述内容不仅对水生态系统中科学有效的防污策略制定具有重要参考价值，也能够为水下黏合剂等新型生物医学材料的研发提供新的见解，具有理论意义和实际应用价值。

1　蛋白质介导的水生污损生物黏附机制

蛋白质在水生污损生物的黏附过程中起主导作用[17，27]。黏附蛋白不仅种类多样，而且还具备相似的或独特的物理化学特性，使得这些水生生物能够通过蛋白质的复杂作用在各种水下材料表面都能形成污损层（表2）。

1.1　黏附蛋白的种类

水生生物的黏附蛋白种类繁多，不同物种甚至亲缘关系较近的物种也不尽相同。代表性的黏附蛋白包括贻贝的足丝蛋白[28]、藤壶和管蠕虫的胶蛋白[29-30]、海鞘的黏液蛋白[31]、海星和海胆的足迹蛋白[17，32]和扁虫的黏附蛋白[33]等。研究表明，贻贝幼虫经过变态过程后发育为成体，足中的足丝腺开始分泌足丝蛋白，固化后形成足丝结构，实现永久性黏附[6]。足丝中含有多种功能性蛋白组分，包括但不限于海洋贻贝的足蛋白Mfp1-Mfp6[34]，淡水贻贝的足蛋白Dbfp1-Dbfp17[35]、Dpfp0-Dpfp5[36]和Lffp1-Lffp2[37]等，以及胶原蛋白（如preCOL-D、preCOL-P和preCOL-NG）和基质蛋白（如TMPs和PTMPs）等[38-39]。这些足丝蛋白在贻贝的黏附过程中发挥着重要作用，行使包括保护、交联和界面黏附在内的多重功能[27]。藤壶的幼虫在识别到合适的水下黏附位置之前，先分泌一种糖蛋白——沉降诱导蛋白复合物（settlement-inducing protein complex，SIPC）实施暂时性黏附策略[40]。当找到合适的位置时，才开始分泌藤壶胶蛋白——黏胶蛋白（cement proteins，CPs）以实现永久黏附[41]。藤壶胶含有50余种蛋白质组分，已完成鉴定的主要包括CP-114K、CP-105K、CP-100K、CP-68K、CP-52K、CP-43K、CP-28K、CP-20K、CP-19K和CP-16K等，在藤壶黏附过程中发挥内聚或界面黏附的作用[41]。与藤壶相似，管蠕虫通过黏液腺能够分泌鞣制蛋白，以实现其牢固的永久水下黏附[42]。目前至少已鉴定出Pc1-Pc5和Sa1-Sa3等蛋白质成分，在管蠕虫的水下界面黏附过程中扮演着关键角色[43-44]。海鞘成体的永久黏附依赖于匍匐枝分泌的Asp-1、AAP1-AAP6等蛋白质[45]。在非永久性黏附方面，海星能够通过管足释放的足迹蛋白Sfp1实现其暂时性黏附[17]，海胆通过管足分泌的Nectin进行暂时黏附[46]，扁虫则主要利用Mlig-ap1和Mlig-ap2两种蛋白质来实现上述功能[47]。海鞘也具有暂时性黏附特征，主要发生在幼虫阶段，通过乳头状突起分泌的APAP-1和APAP-2蛋白实现[14]。这些已鉴定出的蛋白质组分体现了水生生物黏附蛋白的多样性。

1.2　黏附蛋白的特征

虽然不同污损生物来源的黏附蛋白展现出种类的多样性，但是它们的序列特征却在很大程度保持了趋同进化所展现出的一致性，如相似的氨基酸组成、保守的功能结构域和丰富的翻译后修饰等[14]。氨基酸组成的相似性是水生生物黏附蛋白的一个重要特征。研究显示，藤壶CPs[30，48]、海胆Nectin[49]、海洋贻贝Mfps[34]、管虫Pcs[43-44]和海鞘APAPs[45，50]等蛋白质序列中均富含酪氨酸，它们可被氧化形成多巴——3,4-二羟基苯基丙氨酸（3,4-dihydroxyphenylalanine，DOPA），介导蛋白质间交联和在基质表面的界面黏附。DOPA是贻贝足丝黏附蛋白中的关键成分，存在于多种Mfps中，能够通过氢键、疏水、配位、静电等多种物理和化学的相互作用方式与黏附物质和黏附基质交联，从而增强贻贝足蛋白的内聚力和黏附强度[51]。藤壶CPs[52]、海星Sfp1[53]、贻贝Mfps[54]、海鞘APAPs[50]和AAPs[45]等蛋白质均富含半胱氨酸，借助半胱氨酸黏附蛋白可以形成分子内二硫键，促进内聚交联的形成，从而稳定蛋白质构象[15，17]。

海洋贻贝Mfps[34]、淡水贻贝Lffps[37]、Dbfps[35]和Dpfps[36]、管虫Pcs[44]和Sas[43]及海鞘AAPs[45]等蛋白质均富含酪氨酸等芳香族氨基酸，芳香族氨基酸的π堆积和π电子等T形相互作用能够为黏附蛋白的自组装提供能量，促进黏附蛋白分子构象的形成，加剧蛋白质固化[55]。藤壶CPs[56]、海洋贻贝Mefps[34]、淡水贻贝Lffps[35]、Dbfps[38]和Dpfps[36]、扁虫Mlig-aps[47]和管虫Sas[43]等均富含赖氨酸。带正电荷的赖氨酸能够通过静电相互作用与带负电荷的基质表面交联，还能够通过π-阳离子相互作用与苯丙氨酸残基相互作用，从而增强黏附物质的内聚性和界面黏附强度。此外，赖氨酸还能够影响DOPA介导的黏附过程的性能。一方面，赖氨酸的阳离子残基可以驱逐材料表面的水合阳离子，促进DOPA与基质表面附近配位键和氢键的形成，进而增强黏附蛋白在基质表面的黏附力[57]。另一方面，带正电的赖氨酸和Fe^{3+}之间可能存在强静电斥力，从而阻碍Fe^{3+}-DOPA配位交联，降低黏附蛋白的内聚力，所以黏附蛋白中的DOPA可以通过控制其侧翼赖氨酸的含量来调节界面黏附和内聚功能之间的转换[58]。藤壶CPs[30]、海洋贻贝Mefps[34]、扁虫Mlig-aps[47]、管虫Pcs[44]、海鞘ASPs[31]和APAPs[50]等均富含精氨酸，带正电的赖氨酸和精氨酸能够通过共价键与多巴醌相互作用，促进黏附蛋白间的共价交联，增强黏附蛋白的稳定性和机械强度[59]。淡水贻贝Dbfps[35]和Dpfps[36]、海鞘APAPs[50]和AAPs[45]等均富含天冬酰胺，天冬酰胺可以增加黏附蛋白的弹性和DOPA的可及性，促进黏附蛋白在材料表面均匀铺展[60]。藤壶CPs[56]、海洋贻贝Mefps[34]、淡水贻贝Lffps[35]、Dbfps[38]和Dpfps[36]、海星Sfp1[53]、管虫Pcs[44]和Sas[43]、海鞘ASPs[31]、AAPs[45]和APAPs[50]等均富含极性氨基酸，可以通过氢键和静电相互作用增加黏附蛋白的内聚性和与材料表面的连接[16]。藤壶CPs[52]、海洋贻贝Mefps[54]、淡水贻贝Lffps[35]、Dbfps[38]和Dpfps[36]、管虫Pcs[44]和Sas[43]、扁虫Mlig-ap1[47]、海鞘ASPs[31]、AAPs[45]和APAPs[50]等均富含带电氨基酸，海洋贻贝Mefps[54]、淡水贻贝Lffps[37]、Dbfps[38]和Dpfps[36]、管虫Pcs[44]和Sas[43]及海鞘AAPs[45]等均富含芳香族氨基酸，芳香族氨基酸与带正电氨基酸可以通过π-阳离子相互作用增加黏附蛋白的内聚性，带负电氨基酸则可以中和阳离子-芳香结合对的静电排斥作用，且通过静电引力增强黏附蛋白的内聚性[61]。此外，氨基酸片段的重复也是水生污损生物黏附蛋白的常见特征，这种特征往往影响蛋白质的高级结构，包括折叠与相互作用过程，对于维持黏附蛋白的功能特性至关重要[47]。例如，Mfp-4的十肽重复序列具有较高的铜结合能力，加强了足蛋白之间的分子交联[62]。

黏附蛋白的作用方式往往与其保守的功能结构域密切相关[63]。不同的结构域可以与材料表面连接，或通过相互作用形成复合体，增强黏附蛋白的功能。von Willebrand因子A（von Willebrand factor-A，vWFA）结构域是一种多聚体血浆蛋白结构域，能够帮助血小板黏附在血管损伤部位的内皮下层，在止血中发挥重要作用。该结构域广泛存在于多种黏附蛋白中，与水生污损生物的黏附密切相关[14]。贻贝PTMP-1蛋白中含有vWFA结构域，通过这一结构域PTMP-1可以与其他黏附蛋白交联在一起[64]。表皮生长因子（epidermal growth factor，EGF）样结构域含多对保守的二硫键，可以支持黏附蛋白的构象，而且含丰富的磷酸化酪氨酸位点和多个金属离子结合位点，分别介导蛋白质-蛋白质和蛋白质-金属相互作用，增强黏附蛋白的内聚性[14]。例如，贻贝足蛋白Mfp-2中含多个串联的EGF样结构域，可以加强以DOPA和Fe^{3+}螯合复合物为主的蛋白质相互作用，同时，这一结构域带负电荷的残基还能作为金属离子键的配体，增强足丝和材料表面上蛋白质的内聚性，是足丝结构稳定的分子基础[65]。此外，在青蚶（*Barbatia virescense*）的界面黏附蛋白Bcbp-1和Bcbp-2中，EGF结构域还能通过氢键和疏水相互作用与含N-乙酰氨基葡萄糖的碳水化合物强结合，从而增强黏附蛋白在基质表面的黏附强度[66]。红海星（*Asterias rubens*）的黏附蛋白Sfp1的EGF结构域可以通过钙桥连接，即以钙离子为桥梁与其他黏附蛋白相互作用的方式参与海星黏附蛋白的内聚[53]。黏附蛋白酶抑制结构域能够抑制水中特定蛋白质水解酶的活性，从而增强黏附蛋白的稳定性。这种结构域在水生生物黏附过程中扮演着保护角色，能够减少外源性酶对黏附蛋白的降解。例如，扁虫（*Macrostomum lignano*）的黏附蛋白Mlig-ap2和青灰拟球海胆（*Paracentrotus lividus*）的黏附蛋白TR43200_c3_g1_i5转录本中均含有胰蛋白酶抑制结构域，它们抑制胰蛋白酶的催化活性，避免黏附蛋白被切割[47, 49]。

Table 2 Content, composition and function of proteins in adhesive substances of aquatic fouling organisms

表2 水生污损生物黏附物质中蛋白质的种类、特征和功能

物种		黏附蛋白	氨基酸组成	结构域	翻译后修饰	蛋白质功能	参考文献
节肢类	纹藤壶（*Amphibalanus amphitrite*）	CP-16K	—	—	—	具有酶活性，防止黏附蛋白被降解	[56]
		CP-19K	富含非极性氨基酸、极性中性氨基酸和赖氨酸	—	—	能吸附在各种基质表面	[56]
		CP-20K	富含带电氨基酸和半胱氨酸	由富含半胱氨酸残基的6个重复序列组成	—	特异性吸附钙质基底	[52]
		CP-28K	—	—	磷酸化	—	[14]
		CP-43K	富含甘氨酸、丙氨酸、丝氨酸和苏氨酸	—	—	—	[14]
		CP-52K	富含疏水性氨基酸	含4个氨基酸重复序列	—	参与自组装和固化过程，维持蛋白质构象，增强蛋白质之间的交联	[30，48]
		CP-100K	富含亮氨酸、缬氨酸、异亮氨酸、丝氨酸和精氨酸，疏水、中性和亲水氨基酸比例相近	—	磷酸化		
		CP-68K	富含丝氨酸、苏氨酸、丙氨酸和甘氨酸	—	糖基化	内聚	[30，48]
棘皮类	青灰拟球海胆（*Paracentrotus lividus*）	Nectin	—	半乳糖结合盘状结构域	含至少三种不同程度磷酸化和糖基化的变体	界面黏附	[49]
		TR63383_c2_g1_i1转录本	富含保守半胱氨酸残基	含胰蛋白酶抑制剂样富含半胱氨酸结构域、半乳糖结合盘状结构域、von Willebrand因子（vWFA）结构域、C8结构域、含17个EGF样钙结合模块的纤维素样区域	—	潜在黏附、内聚蛋白	[49]
		TR43200_c3_g1_i5转录本	富含保守半胱氨酸残基	胰蛋白酶抑制剂样富含半胱氨酸结构域	—		[49]
	红海星（*Asterias rubens*）	Sfp1	富含半胱氨酸	由4个亚基桥接组成；具有C型凝集素结合结构域、vWFD结构域、C8结构域、含17个EGF样钙结合模块的纤维素样区域	—	界面黏附、内聚	[53]
双壳类	紫贻贝（*Mytilus edulis*）	Mefp-1	富含相近数量的带正电氨基酸和芳香族氨基酸	富含六肽和至少60个十肽重复序列	脯氨酸和酪氨酸羟基化	抗阻力、保护	[34]
		Mefp-2	富含天冬酰胺和半胱氨酸	由EGF结构域的11个串联重复序列组成	—	稳定	[34]
		Mfp-3	富含赖氨酸、精氨酸、羟基化的赖氨酸残基和天冬酰胺	富含DOPA	精氨酸和赖氨酸残基羟基化	界面黏附	[34]

续表2

物种		黏附蛋白	氨基酸组成	结构域	翻译后修饰	蛋白质功能	参考文献
		Mfp-4	富含酪氨酸、甘氨酸、精氨酸和组氨酸	含重复35次的十肽重复序列，DOPA含量很低	—	连接足丝盘与机体，维持黏附斑块稳定性	［34］
		Mfp-5	富含赖氨酸、甘氨酸、精氨酸、羟基化的赖氨酸残基和芳香氨基酸	富含DOPA	超1/3的氨基酸残基被羟基化/磷酸化	界面黏附	［34］
		Mfp-6	富含半胱氨酸、甘氨酸、赖氨酸、酪氨酸和天冬酰胺	富硫醇，DOPA含量很低	丝氨酸磷酸化	内聚、间接增强黏附能力	［34］
	沼蛤（*Limnoperna fortunei*）	Lffp	富含赖氨酸、酪氨酸和谷氨酸等亲水性氨基酸	富含DOPA，含至少4种十肽重复序列，含EGF结构域、vWFA结构域和GXX基序	—	内聚、界面黏附	［35］
		Lffp-1	—	—	—	可能在远端足丝层、黏附斑块角质层或黏附斑块边缘发挥作用	［37］
		Lffp-2	富含赖氨酸、色氨酸、天冬氨酸、甘氨酸和酪氨酸	富含EGF结构域，含DOPA	—	固定远端足丝中的胶原蛋白样蛋白原纤维	［37］
	斑驴贻贝（*Dreissena bugensis*）	Dbfp-1	—	富含DOPA	—	内聚	［35，38］
		Dbfp-3	富含甘氨酸、脯氨酸、天冬酰胺和酪氨酸	不含或含少量DOPA	—	界面黏附	［35，38］
		Dbfp-7	富含色氨酸、赖氨酸和带芳香族残基的酪氨酸	—	—	界面黏附、内聚	［35，38］
	斑马贻贝（*Dreissena polymorpha*）	Dpfp-1	富含脯氨酸、羟脯氨酸和酪氨酸	含DOPA和多肽重复序列	—	—	［36］
		Dpfp-2	富含酪氨酸、赖氨酸和脯氨酸	含22肽重复序列和酪氨酸羟基化形成的DOPA	谷氨酰胺脱酰胺，酪氨酸羟基化	—	［36］
		Dpfp-5	富含脯氨酸、甘氨酸、谷氨酰胺、天冬酰胺和酪氨酸	—	—	—	［36］
	青蚶（*Barbatia virescense*）	Bcbp-1	富含半胱氨酸和甘氨酸	富含EGF串联重复结构域，含碳水化合物结合结构域WSC（细胞壁完整性和应激反应组件结构域）	—	界面黏附	［66］
		Bcbp-2		富含EGF串联重复结构域，含跨膜结构域	—	界面黏附	［66］
扁形类	扁虫（*Macrostomum lignano*）	Mlig-ap1	富含赖氨酸和精氨酸	含胰蛋白酶抑制剂样富含半胱氨酸结构域、C型凝集素结合结构域、VWF结构域、C8结构域、含17个EGF样钙结合模块的纤维素样区域	—	内聚	［47，49］

续表2

物种		黏附蛋白	氨基酸组成	结构域	翻译后修饰	蛋白质功能	参考文献
		Mlig-ap2	含大量氨基酸重复序列	含胰蛋白酶抑制剂样富含半胱氨酸结构域、N端低密度脂蛋白受体结构域、C端凝血酶反应蛋白I型重复序列、VWF结构域	—	界面黏附	［47，49］
环节类	加州沙管虫（*Phragmatopoma californica*）	Pc-1	富含甘氨酸重复序列、丝氨酸、赖氨酸和酪氨酸	含十肽重复序列和DOPA	—	内聚	［44］
		Pc-2	富含甘氨酸重复序列、丙氨酸、酪氨酸和组氨酸	含重复序列和DOPA	—	内聚	［44］
		Pc-3	富含丝氨酸、磷酸化丝氨酸和酪氨酸残基	—	含大量磷酸化丝氨酸（~80 mol%）	界面黏附	
	蜂窝沙虫（*Sabellaria alveolata*）	Sa-1	富含甘氨酸、丙氨酸、酪氨酸和赖氨酸	含重复6~8次的21肽重复序列	—	通过半胱氨酸-DOPA交联参与黏附蛋白固化	［43］
		Sa-2	富含甘氨酸、丙氨酸、酪氨酸、组氨酸和赖氨酸	含重复5次的7肽重复序列和重复8次的11肽重复序列	—	—	［43］
		Sa-3	富含丝氨酸	—	可能存在磷酸化丝氨酸	界面黏附、内聚	［43］
被囊类	玻璃海鞘（*Ciona robusta*）	ASP-1	富含丙氨酸、精氨酸、甘氨酸、苏氨酸和缬氨酸	含vWFA结构域、DOPA和TOPA	—	界面黏附	［31］
		APAP-1	富含半胱氨酸、天冬氨酸和甘氨酸	具有串联EGF结构域和金属离子结合位点	具有可磷酸化丝氨酸	内聚	［50］
		APAP-2	富含丝氨酸、半胱氨酸和精氨酸	具有vWC结构域和金属离子结合位点		界面黏附	
		AAP1	富含半胱氨酸、甘氨酸、酪氨酸和天冬酰胺	含多个重复的EGF结构域、EGF类结构域、生长调节素B结构域	—	—	［45］
		AAP2		含多个重复的EGF结构域、富含EGF-Ca结构域	可能含磷酸化酪氨酸和脂酰化甘氨酸	—	［45］
		AAP3	富含甘氨酸、苏氨酸、半胱氨酸和丝氨酸	含CCP结构域和vWA结构域	—	—	［45］
		AAP4			—	—	［45］
		AAP5		含TSP-1结构域和WAP结构域	可能含磷酸化酪氨酸和脂酰化甘氨酸	界面黏附	［45］
		AAP6	富含甘氨酸、苏氨酸、半胱氨酸、丝氨酸和天冬酰胺	含vWA结构域、CCP结构域和多个重复的EGF结构域		—	［45］

翻译后修饰（post-translational modification，PTM）同样在蛋白质黏附功能中起到重要作用。PTM包括磷酸化、羟基化、糖基化等多种形式，这些修饰能够改变蛋白质的电荷状态、疏水性及稳定性，从而影响其与材料表面的结合能力。大多数污损生物的黏附蛋白含有丰富的羟基化氨基酸，这种修饰在黏附蛋白中被广泛研究[67]。例如，酪氨酸的羟基化产物DOPA通过氢键作用参与不同贻贝

足蛋白之间的交联，增强黏附蛋白的内聚能力；同时这些羟基也增加了黏附蛋白与材料表面之间的氢键相互作用，进而增强足丝的界面黏附性能[6]。糖基化广泛存在于污损生物的暂时性黏附过程中[47]。绿贻贝（*Perna viridis*）的Pvfp-1蛋白含有C-己糖基化的色氨酸和C-己糖基化的7-羟基化色氨酸，这种己糖很可能是甘露糖。甘露糖基化提升了色氨酸的极性和亲和性，同时阻断了外显酶和内显酶在修饰残基附近的切割，使蛋白质更具耐降解性。7-羟基化使色氨酸能够形成O-醌亚胺，这种结构能够螯合金属离子[68]。SIPC中3个亚基均含糖链，与天冬酰胺残基的氨基侧链共价结合，增强藤壶幼虫的黏附[69]。海胆的管足中含有N-乙酰氨基葡萄糖、N-乙酰半乳糖胺和壳聚糖，其中带有以壳聚糖排列的N-乙酰氨基葡萄糖的糖蛋白是海胆黏附物质的主要成分[32]。磷酸化也是一种重要的蛋白质PTM，在黏附蛋白中主要以磷酸化丝氨酸的形式存在[30, 34, 43-45, 48-50]。这些磷酸化的丝氨酸可能通过静电相互作用参与蛋白质与基质材料表面的结合，进而提高黏附效果[49, 70]。例如，加州沙管虫（*Phragmatopoma californica*）的胶蛋白Pc3中的丝氨酸磷酸化能够通过电荷相互作用来实现强大的水下黏附[44]。

1.3 黏附蛋白的作用机制

蛋白质介导的水生污损生物的黏附过程主要依赖于界面黏附和内聚机制。界面黏附直接连接生物与水下材料表面，是最为重要的黏附机制。以贻贝为例，其黏附主要依赖贻贝足蛋白中富含的DOPA[35]。DOPA的邻苯二酚官能团可以通过形成可逆的物理交联键或不可逆的共价交联键与材料表面相互作用。具体来说，DOPA的侧链儿茶酚可以与苯环形成π-π相互作用，或者与金属和金属氧化物表面形成氢键或配位键，从而增强贻贝足蛋白与水下材料表面之间的界面力[14]。DOPA的胺基参与Michael型加成反应，促进黏附蛋白与材料表面的结合[71]。DOPA的邻苯二酚官能团易于被氧化，氧化会降低邻苯二酚与基质表面的相互作用，从而降低黏附蛋白与基质表面的黏附力。贻贝足丝通过富含硫醇的还原库，将氧化的邻苯二酚还原为邻醌基团以实现黏附功能的稳定化，这些邻醌基团也可与材料表面的亲核基团通过Michael型加成或Schiff碱反应形成共价键[72]。在其他污损生物的界面黏附机制中，藤壶胶蛋白CP-19K主要通过氢键、静电和疏水相互作用与各种材料表面结合在一起[73]。扁虫（*Macrostomum lignano*）的Mlig-ap1蛋白可以通过静电引力与基质表面相互作用，而Mlig-ap2蛋白则可以取代界面的水，而直接与材料表面相互作用以实现黏附功能[47]。对于棘皮动物，它们的黏附细胞能够分泌富含正电荷氨基酸残基的蛋白质，通过带正电荷的赖氨酸和/或精氨酸残基与材料表面的酸性黏多糖之间形成静电相互作用，从而实现这些物种在水下表面的牢固黏附[74]。玻璃海鞘（*Ciona robusta*）幼虫乳突黏附蛋白APAP-2则通过磷酸化氨基酸和保守结构域与材料表面的金属离子相互作用，实现水下黏附[50]。由此可见，氢键作用、静电作用、疏水作用和配位作用等是水生污损生物界面黏附的主要作用机制。

除了界面黏附外，内聚作用也是蛋白质实现黏附的重要机制。DOPA残基的氧化交联、与蛋白质侧链间的氢键相互作用以及与金属离子（如Fe^{3+}和Ca^{2+}）的配位作用都可以提高黏附蛋白的内聚强度[57]。例如，Mfp-6通过5-S-半胱氨酸DOPA交联，与Mfp-3形成共价键，增加足丝在材料表面上的黏着斑的内聚力[75]。PreCOLs富含可结合金属离子的组氨酸，展现出显著的内聚功能[76]。藤壶胶蛋白CP-100K高度疏水，含有多个分子内二硫键，能够通过该化学键与CP-19K和CP-68K等蛋白质分子交联在一起，使黏附蛋白内部以及不同蛋白质之间的连接更加紧密，增强蛋白质内聚作用，在藤壶胶的快速固化中发挥重要作用[30]。玻璃海鞘（*Ciona robusta*）幼虫的乳突黏附蛋白APAP-1通过半胱氨酸形成的二硫键介导分子间交联，增强该黏附蛋白的内聚力[50]。组蛋白在海胆的黏附中起着重要作用，为其提供复杂的聚阳离子，连接聚糖或保护黏附物质免受微生物降解，也是水生污损生物黏附蛋白内聚作用的体现[16]。

水生污损生物的黏附物质中还含有多种酶类。例如，永久黏附的污损生物分泌的黏附蛋白中往往含有酚氧化酶。这种酶将蛋白质中的酚残基氧化为可与其他蛋白质的胺残基共价结合的醌，通过形成蛋白质之间的交联增强黏附蛋白的内聚性[77]。酚氧化酶能够催化产生活性氧类，杀死黏附蛋白表面的微生物，防止其降解；而活性氧类的积累有助于氧化交联的发生，进而促进内聚和黏附[78]。胰蛋白酶样丝氨酸蛋白酶、谷氨酰胺转氨酶和酚氧化酶被证实参与藤壶胶的固化，促进藤壶的永久性黏附[79]。过氧化酶催化儿茶酚的形成，也有助于增强黏附作用。其作用机制在于，一方面，儿茶酚氧

化酶通过修饰酪氨酸的侧链，增加黏附蛋白与各种基质表面的氢键相互作用，提高黏附物质的耐久性，另一方面，赖氨酸氧化酶能够将赖氨酸的酚氧化为醌，增加其与胺侧链的桥接，从而增加黏附蛋白的耐久性和内聚力[80]。海星的黏附足迹中含有蛋白酶[26]，海胆的管足中也发现了多种蛋白酶和糖基酶[32，81]。类过氧化物酶在水螅的黏着斑中高度集中，被认为具有催化生物大分子交联、抗氧化和抗微生物降解等作用[49]。

2 脂质介导的水生污损生物黏附机制

除蛋白质外，脂质也是水生污损生物黏附过程中起重要作用的生物大分子之一。脂质存在于多种水生污损生物的黏附过程中，如贻贝足丝[82]、藤壶胶[83]、海星足迹[17]、管虫管胶、海鞘和帽贝黏液的黏附[2]等（表3）。通过优化黏附环境、增强黏附蛋白与表面的结合、保护黏附结构等功能，脂质在污损生物黏附的多个阶段中都发挥着重要作用。

2.1 脂质的种类和特征

脂质广泛存在于贻贝、藤壶、纹藤壶（*Amphibalanus amphitrite*）、刺巨藤壶（*Megabalanus volcano*）、美东牡蛎（*Crassostrea virginica*）、绣球海葵（*Metridium senile*）、管栖虫（*Serpula vermicularis*）和粗糙笠螺（*Patella aspera*）等物种的黏附物质中[2，23，25，84-89]。目前，已经利用荧光染色、共聚焦激光扫描显微镜、扫描电子显微镜、气相色谱-质谱法、红外光谱法、X射线吸收近边结构光谱、X射线光发射电子显微镜、化学特异性荧光探针、拉曼显微镜和衰减全反射红外光谱等多种技术来检测污损生物黏附物质中脂质的组成，已检测出的主要组成成分为长链脂肪酸、甘油三酯、碳氢化合物、脂肪胺和磷脂。这些脂质在黏附物质中的组成因污损生物的种类而异：贻贝、绣球海葵、管栖虫和粗糙笠螺的黏附物种中主要是长链脂肪酸[2，25]；藤壶胶中的脂质含有游离脂肪酸、碳氢化合物、甘油三酯和少量的甾醇[23]，还可能含有脂肪胺[84]；巨刺藤壶和美东牡蛎的黏附物质中含有磷脂[85-86]。与黏附蛋白广泛存在于黏附物质的内部不同的是，脂质中主要存在于黏附物质的表面。例如，贻贝足丝中的酸性长链（14C~20C）脂肪酸大多松散结合于足丝表面，小部分紧密结合于足丝内部[25]。这几方面的特征赋予了脂质优化黏附界面周围环境、保护黏附结构等重要功能。

2.2 脂质的黏附作用机制

脂质在水生污损生物的黏附过程中参与内聚和界面作用，也对黏附蛋白起到保护作用。这些脂质的主要元素组成为碳和氢，具有疏水性，能够通过疏水相互作用与其他生物大分子相互作用。脂质同时含有亲水性头部和疏水性尾部，如脂肪酸同时含有亲水性的羧基和疏水性的长链烷基，脂肪胺同时含有亲水性的氨基和疏水性的长链烷基，磷脂同时含有亲水性的磷酸基团和疏水性的长链烷基。脂质的这种两亲性使其能够通过氢键、共价键、离子键和静电相互作用与黏附蛋白结合，稳定黏附物质的结构，从而增加黏附物质的内聚性、强度、耐久性和疏水性[25]。例如，贻贝黏附物质中的脂质能够通过静电相互作用与富含DOPA的带正电荷的黏附蛋白Mfp-3和Mfp-5相互作用，并且通过共价键与羟基丝氨酸和苏氨酸交联，从而增强黏附蛋白的内聚力和疏水性[25]。藤壶幼虫黏附物质中脂质的真正组分可能是脂蛋白和/或脂多糖[83]。在界面黏附中，脂肪酸带负电荷的羧基和脂肪胺带正电荷的氨基等带电基团可能能够通过离子键和静电相互作用与基质材料表面结合，从而增强黏附强度，促进黏附蛋白更紧密地结合到水下材料表面[25]。

脂质对黏附蛋白的保护体现在多个方面。首先脂质可以通过疏水相互作用吸附在基质表面，排斥界面的水分子，增加界面能，为黏附蛋白的引入和固化创造良好环境[2，25]。而且脂质对界面水分子的排斥还减少黏附区域的湿度，抑制湿润条件下生存和繁殖的微生物。同时，还可以形成物理屏障，隔绝微生物和蛋白酶与黏附蛋白的接触，从而减少黏附蛋白被降解的风险。脂质也能保护蛋白质免受过度水化，增强黏附蛋白与基质材料表面的相互作用，使污损生物在恶劣环境下也能够紧密黏附在各种性质的附着基质上[2，25]。刺巨藤壶的藤壶胶中含有磷脂，可能能够通过促进藤壶胶蛋白CP-19K和CP-52K的淀粉样蛋白纤维化而参与藤壶胶的固化[86]。部分脂肪酸和脂肪胺能够抑制微生物的生长，具有抗菌活性，保护黏附蛋白免受微生物降解[90]。纹藤壶在分泌藤壶胶之前会释放出富含脂质和活性氧的氧化液，这种氧化液可以氧化基质表面吸附的有机物，剥离生物膜，并且影响纹藤壶与基质界面的水化状态[88]。此外，前期研究推测脂肪酸的羧基、脂肪胺的氨基和磷脂的磷酸基团可能能够影响黏附界面的pH[25]。由此可见，分泌疏水

性的脂质以创造有利于黏附的环境可能是污损生物水下黏附的常见策略，但脂肪酸和蛋白质的确切相互作用方式仍有待进一步研究。

Table 3　Content, composition and function of lipids in the adhesive substances of aquatic fouling organisms

表3　水生污损生物黏附物质中脂质的含量、成分和功能

物种		脂质含量		组成成分	脂质功能	参考文献
		湿重/%	干重/(mg·g^{-1})			
节肢类	纹藤壶（*Amphibalanus amphitrite*）	—	—	脂蛋白和/或脂多糖	—	[83]
	藤壶（*Balanus crenatus*）	27.4（干重）	—	C20、C23：1和C26：1等碳氢化合物、甘油三酯、游离脂肪酸、游离和酯化的甾醇	—	[23]
	纹藤壶（*Balanus amphitrite*）	1±1.06	—	C18：1v-7、C18：2v-6、C20：5v-3、C18：2v-33、C19：2-v-6、C20：2v-6	首先分泌的脂质可能会从界面取代水，为磷蛋白的引入创造有利的环境，同时调节蛋白质的扩散，避免黏附蛋白过度水化，保护新生的黏附物质不受细菌降解	[2]
刺胞类	绣球海葵（*Metridium senile*）	1±0.57	—	C18：1v-7、C18：2v-6、C20：5v-3、C18：2v-33、C19：2-v-6、C20：2v-6		
环节类	管栖虫（*Serpula vermicularis*）	1±0.04	—	C18：1v-7、C18：2v-6、C20：5v-3、C18：2v-33、C19：2-v-6、C20：2v-6		
腹足类	粗糙笠螺（*Patella aspera*）	2±0.98	—	C20：1v-7、C22：1v-7、C22：1v-9、C19：2-v-6、C18：2v-3、C18：2v-6		
被囊类	皱褶海鞘（*Styela plicata*）	2±1.13	—	C20：1v-7、C20：2v-6、C22：1v-7、C22：1v-9、C20：1v-6、C20：5v-3		
双壳类	地中海贻贝（*Mytilus galloprovincialis*）	—	足丝1.10	以16：0、18：0和20：5为主的18种脂肪酸	脂肪酸首先分泌，取代界面的水，为黏附蛋白的分泌、扩散和黏附创造有利环境；脂肪酸通过氢键和共价键与黏附蛋白相互作用，增加黏附物质的内聚性；作为保护剂保护黏附蛋白免受微生物降解	[25]
	厚壳贻贝（*Mytilus coruscus*）	—	足部2.51			
	加利福尼亚贻贝（*Mytilus californianus*）	—	足部2.39			
	美东牡蛎（*Crassostrea virginica*）	—	—	磷脂	可能通过促进藤壶胶黏附蛋白的淀粉样蛋白纤维化而促进藤壶胶的自组装和固化	[85]

3　碳水化合物介导的水生污损生物黏附机制

碳水化合物也是水生污损生物黏附物质的重要功能成分之一，在暂时性黏附生物的黏附过程中体现最为充分[70]。碳水化合物存在于多种水生污损生物的黏附过程中，如贻贝足丝、藤壶胶[23]、管虫管胶、帽贝黏液、海鞘匍匐枝[2]、海星管足[91]、海胆管足和海参居维氏小管[77]的黏附等。通过参与黏附物质的内聚作用、界面作用、脱黏附和黏附蛋白的保护等过程，碳水化合物在污损生物黏附的多个阶段都发挥着关键作用。

3.1　碳水化合物的种类与特征

污损生物黏附物质中的碳水化合物主要为酸性糖和中性糖（表4）。酸性糖包含酸性黏多糖、唾液酸、唾液酸-半乳糖复合物和硫化糖胺多聚糖，中性糖包含葡萄糖、半乳糖、岩藻糖、α甘露糖、α葡萄糖、N-乙酰氨基葡萄糖、N-乙酰半乳糖胺、半乳糖（β1-3）N-乙酰氨基葡萄糖、半乳糖（β1-3）

N-乙酰半乳糖胺、大多数天冬酰胺低聚糖、还原性氨基糖、半乳糖胺、氨基葡萄糖和中性N-糖链。这些碳水化合物在不同水生生物来源的黏附物质中的种类因物种而异。酸性糖存在于贻贝[87]、海星[91]和海胆[91]的黏附物质中。Gao等[87]利用ATR-IR技术在蓝贻贝（*Mytilus galloprovincialis*）和绿贻贝（*Perna viridis*）的黏附物质中检测到了碳水化合物的强吸收峰，表明这两种贻贝的黏附物质中含有弱酸性粘多糖。Lengerer等[91]通过凝集素组织化学方法发现海星（*Asterina gibbosa*）黏着斑表面含有唾液酸、唾液酸-半乳糖复合物。Lebesgue等[81]在青灰拟球海胆（*Paracentrotus lividus*）黏着斑中检测到硫酸酯酶、天冬酰胺酶和唾液酸酶的高度表达，表明海胆黏附物质中含有硫化糖胺多聚糖、天冬酰胺低聚糖和唾液酸。中性糖存在于藤壶[23, 92]、海胆[93]、海参[18]和海星[91]的黏附物质中。Jonker等[94]和Saroyan等[84]分别通过染色和红外光谱的方法检测到藤壶胶中含有碳水化合物。Cook[23]检测出藤壶胶中的碳水化合物的成分为还原性氨基糖（2.4%）和葡萄糖（<0.2%），但不排除样品污染的可能。王茹等[92]通过1-苯基-3-甲基5-吡唑啉酮（PMP）柱前衍生高效液相色谱法、苯酚-硫酸法和超高效液相色谱等方法检测到鹅颈藤壶（*Lepas anatifera*）背甲与肌肉质柄均含有碳水化合物。其单糖组成以甘露糖为主，同时含有葡萄糖、半乳糖、半乳糖胺、氨基葡萄糖和岩藻糖，多糖以$F_1H_3N_2$为主，同时含有其他25种N-糖链。Santos等[16]在青灰拟球海胆的黏附足迹检测到1.2%的中性糖。DeMoor等[18]发现海参（*Holothuria forskali*）居维氏小管黏附物质中的中性碳水化合物占比高达39%。Lengerer等[91]通过凝集素组织化学方法发现海星黏着斑表面含有α甘露糖、α葡萄糖、N-乙酰氨基葡萄糖、N-乙酰半乳糖胺、半乳糖（β1-3）N-乙酰氨基葡萄糖和半乳糖（β1-3）N-乙酰半乳糖胺，而黏附足迹则含有α甘露糖和/或α葡萄糖。Aldred等[95]在研究纹藤壶幼

Table 4　Content, composition and function of carbohydrates in adhesive substances of aquatic fouling organism

表4　水生污损生物黏附物质中碳水化合物的含量、成分和功能

物种		碳水化合物含量		组成成分	碳水化合物功能	参考文献
		湿重/%	干重/(mg·g^{-1})			
刺胞类 Cnidaria	绣球海葵 *Metridium senile*	1.98±0.20	2.5	糖原	与蛋白质结合	[2]
环节类 Annelida	管栖虫 *Serpula vermicularis*	0.2±0.10	0.9	糖原	与蛋白质结合	[2]
节肢类 Arthropoda	纹藤壶 *Balanus amphitrite*	1.2±0.30	3	糖原、几丁质、N-乙酰氨基葡萄糖胺和含唾液酸残基的糖类	与蛋白质结合，是藤壶胶的功能成分	[2，95]
	藤壶 *Balanus crenatus*	2.4 <0.2	— —	还原性氨基糖 葡萄糖	— —	[23] [23]
	鹅颈藤壶 *Lepas anatifera*	11.99	—	甘露糖、葡萄糖、半乳糖、半乳糖胺、氨基葡萄糖和岩藻糖和F1H3N2等26种N-糖链	在藤壶幼虫的沉降黏附中发挥作用	[92]
双壳类 Bivalvia	青蚶 *Barbatia virescense*	—	—	β-N-乙酰氨基葡萄糖、含羧基的糖组分、葡萄糖胺	与黏附蛋白交联	[66]
腹足类 Gastropoda	粗糙笠螺 *Patella aspera*	1.7±1.20	5.5	糖原	与蛋白质结合	[2]
被囊类 Hordata	皱褶海鞘 *Styela plicata*	1.01±0.10	1.5	糖原	与蛋白质结合	[2]
棘皮类 Echinodermata	红海星 *Asterias rubens*	—	—	中性糖、氨基糖、含羰酸和硫酸盐基团的酸性糖	与其他生物大分子交联	[17]
	海星 *Asterina gibbosa*	—	—	黏着斑含α甘露糖、α葡萄糖、唾液酸、N-乙酰氨基葡萄糖、N-乙酰半乳糖胺、唾液酸-半乳糖复合物、半乳糖（β1~3）N-乙酰氨基葡萄糖和半乳糖（β1~3）N-乙酰半乳糖胺；黏附足迹含α甘露糖和/或α葡萄糖	—	[91]

虫的黏附物质时，发现最外层的脂质和蛋白质内核之间还存在一层碳水化合物，其主要成分为几丁质、N-乙酰氨基葡萄糖胺和唾液酸，可能在藤壶的黏附中发挥重要作用。

3.2 碳水化合物的黏附作用机制

碳水化合物通过参与黏附蛋白的内聚作用、界面作用、脱黏附和黏附蛋白保护等过程在水生污损生物的黏附中发挥作用。碳水化合物含有丰富的基团，能够通过氢键、共价键、静电和疏水相互作用介导与其他生物大分子的内聚。例如，唾液酸含有羧基和硫酸酯基等负电荷基团，能够通过静电相互作用与其他生物大分子连接，提高黏附蛋白的内聚性[15, 96]，硫化糖胺多聚糖含有羧基、羟基和乙酰氨基，可能通过氢键、静电相互作用、共价键和疏水相互作用与其他生物大分子结合，提高黏附物质的内聚强度，硫化糖胺多聚糖含有的硫酸基[97]使其带有大量负电荷，增加分子间斥力，可能在维持黏附物质的弹性和抗压性等方面发挥作用，葡萄糖[98]、半乳糖[99]、岩藻糖[100]和α甘露糖[101]含有羟基，N-乙酰氨基葡萄糖[102]和N-乙酰半乳糖胺[103]含有羟基和乙酰氨基，可能能够通过氢键与其他生物大分子交联，提高黏附物质的内聚性能；壳聚糖[99]含有氨基，通过氢键、共价键和静电相互作用与其他生物大分子结合，提高黏附物质的内聚强度，氨基葡萄糖[104]含有羟基、氨基和羧基可能通过氢键、共价键和静电相互作用与其他生物大分子结合，从而参与黏附物质的内聚，半乳糖胺[105]含有氨基和羟基，可能通过氢键和共价键与其他生物大分子交联，增强黏附物质的稳定性[24]。Ryu等[106]研究发现，壳聚糖能够与DOPA的儿茶酚侧链共价偶联，形成聚儿茶酚胺，提高潮湿环境中蛋白质的黏附能力。Scognamiglio等[72]研究表明，海藻酸盐、透明质酸等多糖可通过化学交联与DOPA的氨基反应，降低黏附蛋白的溶解度并增强黏附性能。

除了参与内聚作用外，碳水化合物还可能在界面黏附中发挥作用。碳水化合物含有的带电荷基团和羟基等结构使其可能能够通过离子键、氢键、共价键和静电相互作用与材料表面发生界面相互作用，从而增强黏附力。例如，壳聚糖含有氨基和大量的羟基，可能通过氢键、共价键和范德华力与材料表面结合，从而增加黏附强度[24]。几丁质和壳聚糖等含有N-乙酰氨基葡萄糖的碳水化合物，能够通过氢键和疏水相互作用与含EGF结构域的黏附蛋白结合，增强蛋白的黏附强度[66]。

碳水化合物对暂时黏附类型中的脱黏附过程十分重要。Hermans[74]提出，棘皮动物的管足是一个双腺体黏附系统。在脱黏附时，棘皮类生物会分泌含有糖胺聚糖的酸性黏多糖。这些酸性黏多糖通过与管足角质层表面的阴离子位点竞争黏附蛋白的残基，从而使黏附物质中的糖蛋白与黏附基质表面分离，最终实现脱黏附的效果。Wunderer等[47]通过分析肝素等碳水化合物对扁虫（*Macrostomum lignano*）黏附的影响时证实，带负电荷的碳水化合物会通过静电相互作用吸附在带正电荷的蛋白Mlig-ap1表面，从而阻止Mlig-ap1的聚合功能，使其无法将黏附蛋白Mlig-ap2连接到锚细胞。这种机制显著抑制了扁虫在基质材料表面的黏附能力，从而诱导脱附过程。碳水化合物还可以保护黏附蛋白免受降解。壳聚糖在低pH条件下发生质子化，增加黏附蛋白的溶解性[24]，并且壳聚糖还具有抑菌活性，能够保护黏附蛋白免受微生物降解[107]。

总之，碳水化合物通过在黏附蛋白的内聚作用、界面作用、脱黏附和黏附蛋白保护等过程发挥重要作用来介导水生污损生物的黏附过程。一方面，碳水化合物的具体组成会影响其理化性质；另一方面，碳水化合物的基团会影响其带电性。这些方面都对解析碳水化合物介导的水生污损生物的黏附机制具有重要意义，值得在今后的研究中进一步深入探讨。

4 总结与展望

蛋白质、脂质和碳水化合物是水生污损生物黏附物质中的主要功能性生物大分子（图1，2），黏附蛋白是其中的关键组分。现有研究表明，这些生物大分子在黏附过程中协同作用，共同介导水生污损生物的黏附行为。三种生物大分子均通过氢键、离子键、静电相互作用和疏水相互作用等物理化学作用与其他生物大分子或黏附材料表面结合，增强黏附强度。此外蛋白质通过蛋白酶抑制结构域、脂质通过疏水屏障、碳水化合物通过抑菌活性共同保护黏附物质免受微生物降解。在水生污损生物黏附过程中，这三种生物大分子发挥着不同的作用。蛋白质作为污损生物黏附的关键组分，直接参与界面黏附和分子交联，在黏附物质中处于核心位置；脂质在黏附物质最外层形成疏水屏障，优化黏附条件并增强黏附物质的稳定性；碳水化合物的作用主要是提高黏附物质的内聚性和抗降解能力，在暂时性黏附中还与脱黏附过程密切相关。

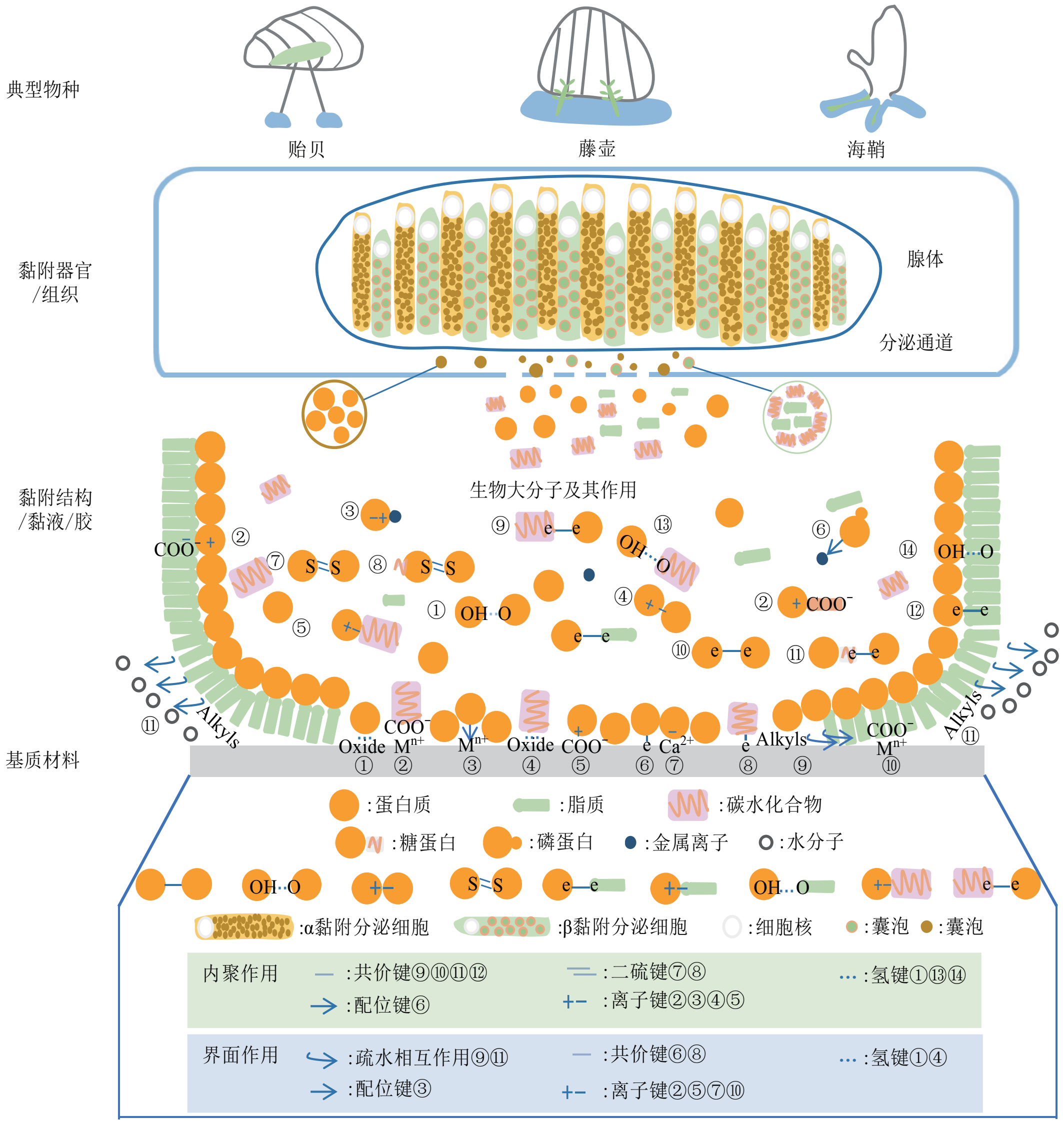


Fig. 1　Biomacromolecule-mediated adhesion mechanism of permanent aquatic fouling organisms

图1　生物大分子介导的水生污损生物永久性黏附机制

尽管取得了重要进展，但是对于生物大分子介导的水生污损生物的黏附机制，尤其是脂质和碳水化合物在其中的作用仍需进一步探究，许多推测性结论缺乏实验证据支持。因此，未来相关研究的重点方向应包括以下几个方面。

4.1　强化蛋白质的黏附功能研究

蛋白质作为黏附物质的核心生物大分子，是水生污损生物黏附机制研究的重点领域。未来需要更加深入地探究黏附蛋白的结构-功能之间的关系，特别是关键氨基酸残基（如带电氨基酸残基，含有羟基、羧基和乙酰氨基等反应基团的氨基酸残基）和PTM（如羟基化、磷酸化和糖基化等）对黏附能力的影响。重点关注具有化学反应功能的氨基酸残基在生物大分子交联中的作用、DOPA残基在黏附中的特殊作用、蛋白质羟基化和糖基化在增强蛋白质的内聚性和环境耐受性等方面的作用。此外，需要重点分析蛋白质与基质材料表面的界面分子作用，如氢键、疏水作用和静电作用在界面黏附中的协同作用机制。同时，也应该构建更加接近自然环境的研究模型，如模拟海水环境中的pH、盐浓度和温度变化，以动态监测蛋白质在复杂环境中的行为变化和黏附性能，为防污方法研发提供精准的数据支持。

4.2　明确脂质在黏附过程中的作用

脂质作为黏附物质中重要但研究不足的成分，其在黏附过程中可能发挥多重功能。未来研究需要

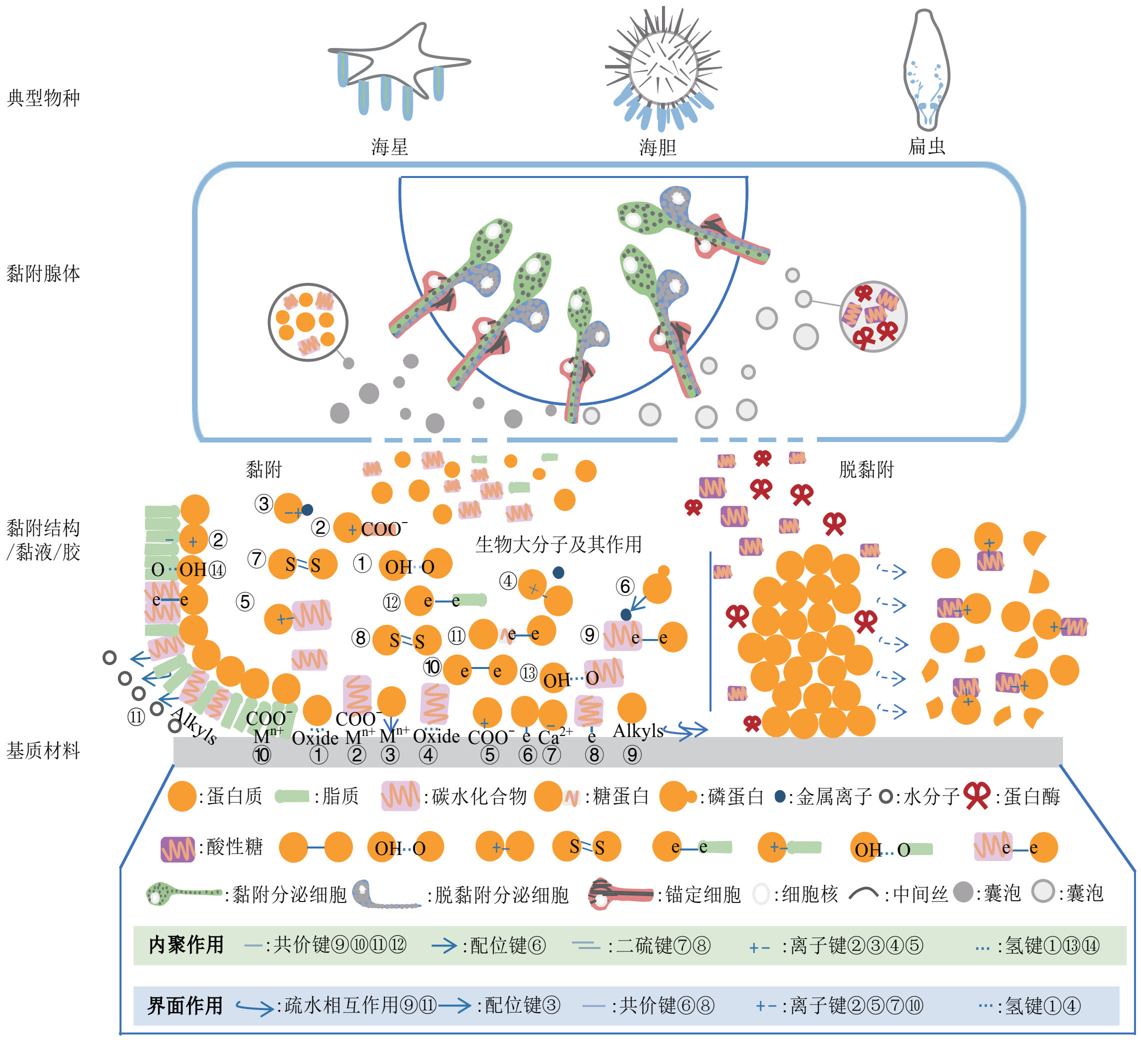


Fig. 2　Biomacromolecule-mediated adhesion mechanism of temporary aquatic fouling organisms

图2　生物大分子介导的水生污损生物暂时性黏附机制

探讨脂质在黏附物质-基质界面的水置换作用、黏附蛋白分泌后的扩散调控及保护黏附结构免受微生物降解中的分子机制。具体来说，应系统研究不同种类脂质（如脂肪酸、甘油三酯和甾醇类）在黏附物质中的功能定位及其在黏附动态变化中的分布模式。此外，应关注脂质的成分和分布等在污损生物不同生长环境中的适应性变化，揭示脂质成分如何根据环境条件（如温度、盐度和材料性质）进行调整并影响黏附行为。进一步的研究可以综合多种技术手段，如共聚焦显微成像、质谱分析及同位素标记等，精确定位脂质的分布以及揭示它们与其他黏附物质的相互作用模式，建立脂质与黏附蛋白协同作用的分子模型。

4.3　厘清碳水化合物的黏附作用方式

碳水化合物在水生污损生物黏附物质中的作用尚未明确，未来研究应该系统揭示其在黏附物质中的成分、结构、分布及功能关系。针对不同污损生物和不同黏附类型，应深入分析碳水化合物的种类及其在黏附物质中的分布模式，尤其是以高甘露糖型N-糖链为代表的特殊糖类的功能作用。此外，重点研究碳水化合物在黏附动态中的双重角色：一方面，通过氢键、离子键和化学交联与其他生物大分子相互作用，从而增强黏附物质的内聚性和耐降解性；另一方面，在脱附过程中通过与黏附蛋白竞争结合位点，促使黏附物质从基质表面分离的机制。多糖类（如壳聚糖和黏多糖）与黏附蛋白的共价交联如何调控黏附性能，以及碳水化合物是否在水生污损生物的适应性进化中扮演重要角色，都需要更深入的研究和验证。

4.4　关注多种生物大分子的协同作用机制

蛋白质、脂质和碳水化合物的协同作用是水生污损生物实现复杂黏附功能的关键，但这一领域的系统研究仍较少。未来应采用多维组学、高分辨成像和利用人工智能等技术手段，从分子水平揭示3种成分在时间和空间上的分布规律及其交互作用。例如，结合单细胞组学技术和化学荧光探针，实时监测各分子在分泌和组装过程中的动态行为，利用超高分辨率显微镜观察黏附物质在基质表面的形成、扩散和固化过程。此外，研究不同污损生物的黏附策略差异、海水与淡水环境中生物大分子在黏附中的作用机制差异、生物大分子与环境化学物质的相互作用，以及多组分协同效应如何应对恶劣环境条件。构建基于多组分协同作用的动态模型，为防污方法的制定提供理论基础和数据支持。

4.5　推动理论研究成果的转化与应用

通过上述这些重点领域的持续探索，未来有望更加系统地理解生物大分子介导的水生污损生物的黏附机制，特别是更加全面地了解蛋白质、脂质和碳水化合物在其中的重要作用。基于对生物大分子介导的黏附机制的深入解析，未来应进一步推动研究成果向实际应用的转化。一方面，可以通过模拟脂质疏水屏障的分子结构（如长链脂肪酸的疏水尾部）构建防污涂层，以有效阻隔微生物及污损生物的初期黏附，同时引入碳水化合物（如壳聚糖）的抗酶解特性，增强涂层的持久性和环境耐受性。另一方面，通过深入了解黏附蛋白中DOPA氧化交联相关的酶（如酚氧化酶）或脂质-蛋白质复合物的界面作用，开发特异性抑制剂，从分子层面阻断污损生物的黏附过程。这些机制的解析都有利于推动高效防污技术的发展和高性能水下黏附材料的研发。

参　考　文　献

[1] Mannix E J, Wei S, A Woodham B, *et al*. Automating the assessment of biofouling in images using expert agreement as a gold standard. Sci Rep, 2021, **11**(1): 2739

[2] Ga S, AlQurashi N A, Hashimi S M. Comparative studies on the biological glue of some opportunistic adult marine macro-fouling after dislodgement and construction of temporary faunal conglomerations. J Mar Biol Oceanogr, 2017, **6**(1):2

[3] Yebra D M, Kiil S, Dam-Johansen K. Antifouling technology—past, present and future steps towards efficient and environmentally friendly antifouling coatings. Prog Org Coat, 2004, **50**(2): 75-104

[4] Bannister J, Sievers M, Bush F, *et al*. Biofouling in marine aquaculture: a review of recent research and developments. Biofouling, 2019, **35**(6): 631-648

[5] Jin H, Tian L, Bing W, *et al*. Bioinspired marine antifouling coatings: status, prospects, and future. Prog Mater Sci, 2022, **124**: 100889

[6] 朱佳兰, 李世国, 张颖, 等. 淡水入侵生物沼蛤的污损机制与防污措施研究进展. 生物安全学报, 2023, **32**(4): 303-313
Zhu J L, Li S G, Zhang Y, *et al*. J Biosaf, 2023, **32**(4): 303-313

[7] 陈建忠, 陈川, 陈裕忠, 等. 海洋生物污损防治策略及研究进展. 汕头大学学报: 自然科学版, 2020, **35**(2): 3-10, 2
Chen J Z, Chen C, Chen Y Z, *et al*. J Shantou Univ Nat Sci Ed, 2020, **35**(2): 3-10, 2

[8] Weber F, Esmaeili N. Marine biofouling and the role of biocidal coatings in balancing environmental impacts. Biofouling, 2023, **39**(6): 661-681

[9] Silva I, Naya D, Teixeira de Mello F, *et al*. Fish *vs*. Aliens: predatory fish regulate populations of *Limnoperna fortunei* mitigating impacts on native macroinvertebrate communities. Hydrobiologia, 2021, **848**(9): 2281-2301

[10] 程佳威, 李世国, 李茜, 等. 海鞘生物黏附机制及应用研究进展. 大连海洋大学学报, 2021, **36**(3): 524-534
Cheng J W, Li S G, Li X, *et al*. J Dalian Ocean Univ, 2021, **36**(3): 524-534

[11] Delroisse J, Kang V, Gouveneaux A, *et al*. Convergent evolution of attachment mechanisms in aquatic animals//McGhee G R. Convergent Evolution: Animal Form and Function. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2023: 523-557

[12] Liu J, Song J, Zeng L, *et al*. An overview on the adhesion mechanisms of typical aquatic organisms and the applications of biomimetic adhesives in aquatic environments. Int J Mol Sci, 2024, **25**(14): 7994

[13] Lengerer B, Ladurner P. Properties of temporary adhesion systems of marine and freshwater organisms. J Exp Biol, 2018, **221**(pt 16): jeb182717

[14] Li X, Li S, Huang X, *et al*. Protein-mediated bioadhesion in marine organisms: a review. Mar Environ Res, 2021, **170**: 105409

[15] Walker G. The biochemical composition of the cement of two barnacle species, *Balanus Hameri* and *Balanus crenatus*. J Mar Biol Ass, 1972, **52**(2): 429-435

[16] Santos R, da Costa G, Franco C, *et al*. First insights into the biochemistry of tube foot adhesive from the sea urchin paracentrotus lividus (Echinoidea, Echinodermata). Mar Biotechnol, 2009, **11**(6): 686-698

[17] Flammang P, Michel A, Cauwenberge A V, *et al*. A study of the temporary adhesion of the podia in the sea star asterias Rubens (Echinodermata, Asteroidea) through their footprints. J Exp Biol, 1998, **201** (Pt 16): 2383-2395

[18] DeMoor S, Waite H J, Jangoux M J, *et al*. Characterization of the adhesive from cuvierian tubules of the sea cucumber holothuria forskali (Echinodermata, Holothuroidea). Mar Biotechnol, 2003, **5**(1): 45-57

[19] Grenon J F, Walker G. Biochemical and rheological properties of

the pedal mucus of the limpet, *Patella vulgata* L. Comparative Biochemistry and Physiology,1980, **66**: 451-458

[20] Davies M S, Jones H D, Hawkins S J. Seasonal variation in the composition of pedal mucus from *Patella vulgata* L. J Exp Mar Biol Ecol, 1990, **144**(2/3): 101-112

[21] Connor V M. The use of mucous trails by intertidal limpets to enhance food resources. Biol Bull, 1986, **171**(3): 548-564

[22] Smith A M, Quick T J, St Peter R L. Differences in the composition of adhesive and non-adhesive mucus from the limpet lottia limatula. Biol Bull, 1999, **196**(1): 34-44

[23] Cook M. Composition of mussel and barnacle deposits at the attachment interface. Adhesion in Biological Systems, 1970: 139-150

[24] Silvestre J, Delattre C, Michaud P, *et al*. Optimization of chitosan properties with the aim of a water resistant adhesive development. Polymers (Basel), 2021, **13**(22): 4031

[25] He Y, Sun C, Jiang F, *et al*. Lipids as integral components in mussel adhesion. Soft Matter, 2018, **14**(35): 7145-7154

[26] Hennebert E, Leroy B, Wattiez R, *et al*. An integrated transcriptomic and proteomic analysis of sea star epidermal secretions identifies proteins involved in defense and adhesion. J Proteom, 2015, **128**: 83-91

[27] Li S, Zhu J, Zhang M, *et al*. Managing freshwater invasive mussel biofouling: insights into byssal adhesion on underwater surfaces. J Environ Manag, 2025, **380**: 124965

[28] Li S, Xia Z, Chen Y, *et al*. Byssus structure and protein composition in the highly invasive fouling mussel *Limnoperna fortunei*. Front Physiol, 2018, **9**: 418

[29] Buffet J P, Corre E, Duvernois-Berthet E, *et al*. Adhesive gland transcriptomics uncovers a diversity of genes involved in glue formation in marine tube-building polychaetes. Acta Biomater, 2018, **72**: 316-328

[30] Kamino K, Inoue K, Maruyama T, *et al*. Barnacle cement proteins. J Biol Chem, 2000, **275**(35): 27360-27365

[31] Li S, Huang X, Chen Y, *et al*. Identification and characterization of proteins involved in stolon adhesion in the highly invasive fouling ascidian *Ciona robusta*. Biochem Biophys Res Commun, 2019, **510**(1): 91-96

[32] Gaspar L, Flammang P, José R, *et al*. Interspecific analysis of sea urchin adhesive composition emphasizes variability of glycans conjugated with putative adhesive proteins. Front Mar Sci, 2021, **8**: 737886

[33] Lengerer B, Hennebert E, Flammang P, *et al*. Adhesive organ regeneration in *Macrostomum lignano*. BMC Dev Biol, 2016, **16**(1): 20

[34] Lee B P, Messersmith P B, Israelachvili J N, *et al*. Mussel-inspired adhesives and coatings. Annu Rev Mater Res, 2011, **41**: 99-132

[35] Ohkawa K, Ichimiya K, Nishida A, *et al*. Synthesis and surface chemical properties of adhesive protein of the Asian freshwater mussel, *Limnoperna fortunei*. Macromol Biosci, 2001, **1**(9): 376-386

[36] Gantayet A, Ohana L, Sone E D. Byssal proteins of the freshwater zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. Biofouling, 2013, **29**(1): 77-85

[37] Ohkawa K, Nomura T. Control of *Limnoperna fortunei* fouling: antifouling materials and coatings//Boltovskoy D. Invading Nature-Springer Series in Invasion Ecology, vol 10. Switzerland, Cham: Springer, 2015: 395-415

[38] Obille A R, Hasan R, Rees D J, *et al*. Identification and characterization of a wet adhesive protein extracted from *Dreissena bugensis*, the freshwater quagga mussel. bioRxiv, **2024**: DOI: 10.1101/2024.10.16.618703

[39] 张颖, 李世国, 朱佳兰, 等. 海洋生物黏附蛋白体外表达、纯化与检测技术研究进展. 浙江海洋大学学报: 自然科学版, 2023, **42**(1): 69-81

Zhang Y, Li S G, Zhu J L, *et al*. J Zhejiang Ocean Univ Nat Sci, 2023, **42**(1): 69-81

[40] 谢林青. 基于耗散型石英晶体微天平探究脂肪酸对贻贝足蛋白粘附的影响及作用机制[D]. 青岛: 自然资源部第一海洋研究所, 2022

Xie L Q. Investigation of The Impact and Mechanism of Fatty Acids on The Adhesion of Mussel Foot Proteins Using Dissipative Quartz Crystal Microbalance[D]. Qingdao: First Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, 2022

[41] Liang C, Strickland J, Ye Z, *et al*. Biochemistry of barnacle adhesion: an updated review. Front Mar Sci, 2019, **6**: 565

[42] Jensen R A, Morse D E. The bioadhesive of *Phragmatopoma californica* tubes: a silk-like cement containingL-DOPA. J Comp Physiol B, 1988, **158**(3): 317-324

[43] Becker P T, Lambert A, Lejeune A, *et al*. Identification, characterization, and expression levels of putative adhesive proteins from the tube-dwelling polychaete *Sabellaria alveolata*. Biol Bull, 2012, **223**(2): 217-225

[44] Sanfilippo R, Rosso A, Mastandrea A, *et al*. *Sabellaria alveolata* sandcastle worm from the Mediterranean Sea: new insights on tube architecture and biocement. J Morphol, 2019, **280**(12): 1839-1849

[45] 李茜. 入侵生物玻璃海鞘匍匐枝黏附机制研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2022

Li X. Adhesive Mechanisms of Stolon of Invasive Species, *Ciona robusta*[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2022

[46] Toubarro D, Gouveia A, Ribeiro R M, *et al*. Cloning, characterization, and expression levels of the nectin gene from the tube feet of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. Mar Biotechnol, 2016, **18**(3): 372-383

[47] Wunderer J, Lengerer B, Pjeta R, *et al*. A mechanism for temporary bioadhesion. Proc Natl Acad Sci USA, 2019, **116**(10): 4297-4306

[48] He L S, Zhang G, Wang Y, *et al*. Toward understanding barnacle cementing by characterization of one cement protein-100kDa in *Amphibalanus amphitrite*. Biochem Biophys Res Commun, 2018, **495**(1): 969-975

[49] Pjeta R, Lindner H, Kremser L, *et al*. Integrative transcriptome and proteome analysis of the tube foot and adhesive secretions of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. Int J Mol Sci, 2020, **21**(3): E946

[50] 程佳威.海洋入侵生物玻璃海鞘幼体黏附的分子机制研究[D].北京:中国科学院大学,2022
Cheng J W. Molecular Mechanisms of Larval Adhesion in The Marine Invasive Ascidian *Ciona robusta* [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2022

[51] Das S, Martinez Rodriguez N R, Wei W, *et al*. Peptide length and dopa determine iron-mediated cohesion of mussel foot proteins. Adv Funct Mater, 2015, **25**(36): 5840-5847

[52] Kamino K, Nakano M, Kanai S. Significance of the conformation of building blocks in curing of barnacle underwater adhesive. FEBS J, 2012, **279**(10): 1750-1760

[53] Marchler-Bauer A, Lu S, Anderson J B, *et al*. CDD: a Conserved Domain Database for the functional annotation of proteins. Nucleic Acids Res, 2011, **39**(database issue): D225-D229

[54] Waite J H. Mussel adhesion - essential footwork. J Exp Biol, 2017, **220**(pt 4): 517-530

[55] Nakano M, Kamino K. Amyloid-like conformation and interaction for the self-assembly in barnacle underwater cement. Biochemistry, 2015, **54**(3): 826-835

[56] Kamino K. Barnacle underwater attachment//Smith A. Biological Adhesives. Switzerland, Cham: Springer, 2016: 153-176

[57] Mu Y, Mu P, Wu X, *et al*. The two facets of the synergic effect of amine cation and catechol on the adhesion of catechol in underwater conditions. Appl Surf Sci, 2020, **530**: 146973

[58] Shin M, Shin J Y, Kim K, *et al*. The position of lysine controls the catechol-mediated surface adhesion and cohesion in underwater mussel adhesion. J Colloid Interface Sci, 2020, **563**: 168-176

[59] Tiu B D B, Delparastan P, Ney M R, *et al*. Cooperativity of catechols and amines in high-performance dry/wet adhesives. Angew Chem Int Ed, 2020, **59**(38): 16616-16624

[60] Fischer L, Strzelczyk A K, Wedler N, *et al*. Sequence-defined positioning of amine and amide residues to control catechol driven wet adhesion. Chem Sci, 2020, **11**(36): 9919-9924

[61] Gebbie M A, Wei W, Schrader A M, *et al*. Tuning underwater adhesion with cation-π interactions. Nat Chem, 2017, **9**(5): 473-479

[62] Yoon T, Shin M, Yang B, *et al*. Junctional role of anionic domain of mussel foot protein type 4 in underwater mussel adhesion. Biomacromolecules, 2025, **26**(2): 1161-1170

[63] Foulon V, Boudry P, Artigaud S, *et al*. In silico analysis of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) transcriptome over developmental stages reveals candidate genes for larval settlement. Int J Mol Sci, 2019, **20**(1): E197

[64] Sun C, Lucas J M, Waite J H. Collagen-binding matrix proteins from elastomeric extraorganismic byssal fibers. Biomacromolecules, 2002, **3**(6): 1240-1248

[65] Hwang D S, Zeng H, Masic A, *et al*. Protein- and metal-dependent interactions of a prominent protein in mussel adhesive plaques. J Biol Chem, 2010, **285**(33): 25850-25858

[66] Choi J, Lee S, Lee Y, *et al*. Sticky organisms create underwater biological adhesives driven by interactions between EGF- and GlcNAc- containing polysaccharides. Nat Commun, 2025, **16**(1): 233

[67] Budisa N, Schneider T. Expanding the DOPA universe with genetically encoded, mussel-inspired bioadhesives for material sciences and medicine. ChemBioChem, 2019, **20**(17): 2163-2190

[68] Zhao H, Sagert J, Hwang D S, *et al*. Glycosylated hydroxytryptophan in a mussel adhesive protein from Perna viridis. J Biol Chem, 2009, **284**(35): 23344-23352

[69] Matsumura K, Nagano M, Kato-Yoshinaga Y, *et al*. Immunological studies on the settlement-inducing protein complex (SIPC) of the barnacle *Balanus amphitrite* and its possible involvement in larva-larva interactions. Proc Biol Sci, 1998, **265**(1408): 1825-1830

[70] Hennebert E, Wattiez R, Flammang P. Characterisation of the carbohydrate fraction of the temporary adhesive secreted by the tube feet of the sea star *Asterias rubens*. Mar Biotechnol, 2011, **13**(3): 484-495

[71] Lu Q, Danner E, Waite J H, *et al*. Adhesion of mussel foot proteins to different substrate surfaces. J R Soc Interface, 2013, **10**(79): 20120759

[72] Scognamiglio F, Travan A, Borgogna M, *et al*. Enhanced bioadhesivity of dopamine-functionalized polysaccharidic membranes for general surgery applications. Acta Biomater, 2016, **44**: 232-242

[73] Urushida Y, Nakano M, Matsuda S, *et al*. Identification and functional characterization of a novel barnacle cement protein. FEBS J, 2007, **274**(16): 4336-4346

[74] Hermans C O. The duo-gland adhesive system. Oceanography and Marine Biology, 1983(21): 283-339

[75] Flammang P. Adhesive secretions in echinoderms: an overview // Smith A M , Callow J A. Biological Adhesives. Berlin: Springer, 2006: 183-206

[76] Wang S X, Waite J H. Catechol redox maintenance in mussel adhesion. Nat Rev Chem, 2025, **9**(3): 159-172

[77] Flammang P. Adhesion in echinoderms // Jangoux M. Echinoderm studies 5 (1996). Florida, USA: CRC Press, 2020: 1-60

[78] Essock-Burns T, Soderblom E J, Orihuela B, *et al*. Hypothesis testing with proteomics: a case study using wound healing mechanisms in fluids associated with barnacle glue. Front Mar Sci, 2019, **6**: 343

[79] Dickinson G H, Vega I E, Wahl K J, *et al*. Barnacle cement: a polymerization model based on evolutionary concepts. J Exp Biol, 2009, **212**(pt 21): 3499-3510

[80] So C R, Scancella J M, Fears K P, *et al*. Oxidase activity of the barnacle adhesive interface involves peroxide-dependent catechol oxidase and lysyl oxidase enzymes. ACS Appl Mater Interfaces, 2017, **9**(13): 11493-11505

[81] Lebesgue N, da Costa G, Ribeiro R M, *et al*. Deciphering the molecular mechanisms underlying sea urchin reversible adhesion: a quantitative proteomics approach. J Proteom, 2016, **138**: 61-71

[82] Hennebicq R, Fabra G, Pellerin C, *et al*. The effect of spawning of cultured mussels (*Mytilus edulis*) on mechanical properties, chemical and biochemical composition of byssal threads.

Aquaculture, 2013, **410**: 11-17

[83] Gohad N V, Aldred N, Hartshorn C M, *et al*. Synergistic roles for lipids and proteins in the permanent adhesive of barnacle larvae. Nat Commun, 2014, **5**: 4414

[84] Saroyan J R, Lindner E, Dooley C A, *et al*. Barmacle cement-key to second generation antifouling coatings. Ind Eng Chem Prod Res Dev, 1970, **9**(2): 122-133

[85] Metzler R A, Rist R, Alberts E, *et al*. Composition and structure of oyster adhesive reveals heterogeneous materials properties in a biological composite. Adv Funct Mater, 2016, **26**(37): 6814-6821

[86] Yan G, Sun J, Wang Z, *et al*. Insights into the synthesis, secretion and curing of barnacle cyprid adhesive *via* transcriptomic and proteomic analyses of the cement gland. Mar Drugs, 2020, **18**(4): E186

[87] Gao Z, Bremer P J, Barker M F, *et al*. Adhesive secretions of live mussels observed *in situ* by attenuated total reflection-infrared spectroscopy. Appl Spectrosc, 2007, **61**(1): 55-59

[88] Fears K P, Orihuela B, Rittschof D, *et al*. Acorn barnacles secrete phase-separating fluid to clear surfaces ahead of cement deposition. Adv Sci, 2018, **5**(6): 1700762

[89] Nace P F. Histochemistry of barnacle cyprid adhesive formation // Manly R S. Adhesion in biological systems. Dordrecht, Netherlands: Elsevier, 2012:113-120

[90] Kabara J J, Swieczkowski D M, Conley A J, *et al*. Fatty acids and derivatives as antimicrobial agents. Antimicrob Agents Chemother, 1972, **2**(1): 23-28

[91] Lengerer B, Bonneel M, Lefevre M, *et al*. The structural and chemical basis of temporary adhesion in the sea star *Asterina gibbosa*. Beilstein J Nanotechnol, 2018, **9**: 2071-2086

[92] 王茹, 姜媛媛, 林川, 等. 鹅颈藤壶多糖提取、理化性质及N-糖链表达谱分析研究. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2024, **54**(1): 95-103
Wang R, Jiang Y Y, Lin C, *et al*. Period Ocean Univ China, 2024, **54**(1): 95-103

[93] Simão M, Moço M, Marques L, *et al*. Characterization of the glycans involved in sea urchin *Paracentrotus lividus* reversible adhesion. Mar Biol, 2020, **167**(9): 125

[94] Jonker J L, von Byern J, Flammang P, *et al*. Unusual adhesive production system in the barnacle *Lepas anatifera*: an ultrastructural and histochemical investigation. J Morphol, 2012, **273**(12): 1377-1391

[95] Aldred N, Chan V B S, Emami K, *et al*. Chitin is a functional component of the larval adhesive of barnacles. Commun Biol, 2020, **3**(1): 31

[96] Sato C, Kitajima K. Polysialylation and disease. Mol Aspects Med, 2021, **79**: 100892

[97] Krishnan S, Chakraborty K, Dhara S. Sulphated glycosaminoglycan isolated from the edible slipper oyster *Magallana bilineata* (Röding, 1798) attenuates inflammatory cytokines on lipopolysaccharide-prompted macrophages. Nat Prod Res, 2024: 10.1080/14786419.2024.2377311

[98] You Y, Liu F, Du K J, *et al*. Structural and functional alterations of myoglobin by glucose-protein interactions. J Mol Model, 2014, **20**(7): 2358

[99] Su S, Hao L, Chen H, *et al*. Salicylaldehyde and D-(+)-galactose functionalized chitosan oligosaccharide nanoparticles as carriers for sustained release of pesticide with enhanced UV stability. Colloids Surf A Physicochem Eng Aspects, 2023, **656**: 130437

[100] Gajdos L, Blakeley M P, Kumar A, *et al*. Visualization of hydrogen atoms in a perdeuterated lectin-fucose complex reveals key details of protein-carbohydrate interactions. Structure, 2021, **29**(9): 1003-1013.e4

[101] Kanagawa M, Liu Y, Hanashima S, *et al*. Structural basis for multiple sugar recognition of jacalin-related human ZG16p lectin. J Biol Chem, 2014, **289**(24): 16954-16965

[102] Wang B, Mao J, Ma Y, *et al*. Synthesis, *O*-GlcNAc modification, and potential applications of *N*-acetylglucosamine derivatives. Nat Prod Commun, 2024, **19**(11): 1934578X241298913

[103] Zhang Y, Liu H, Zhen W, *et al*. Advancement of drugs conjugated with GalNAc in the targeted delivery to hepatocytes based on asialoglycoprotein receptor. Carbohydr Res, 2025, **552**: 109426

[104] Ma Q, Gao X. Categories and biomanufacturing methods of glucosamine. Appl Microbiol Biotechnol, 2019, **103**(19): 7883-7889

[105] Uggumudi D, Oroszi T L, Ray S D. Galactosamine//Philip Wexlerp. Encyclopedia of Toxicology (Fourth Edition). Amsterdam: Elsevier, 2024, **4**: 887-894

[106] Ryu J H, Choi J S, Park E, *et al*. Chitosan oral patches inspired by mussel adhesion. J Control Release, 2020, **317**: 57-66

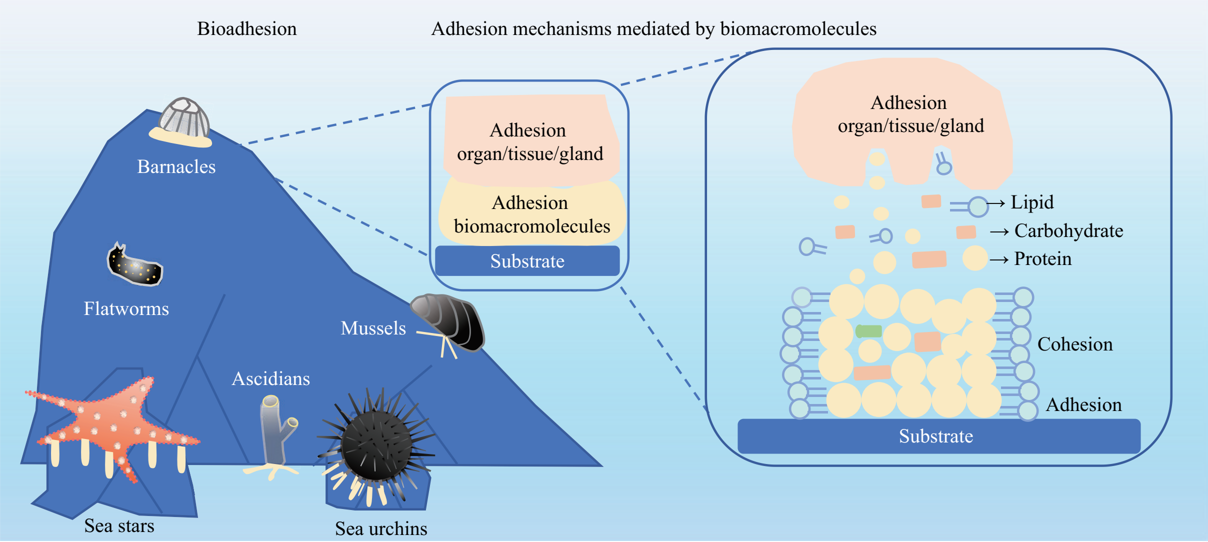
[107] Rabea E I, Badawy M E, Stevens C V, *et al*. Chitosan as antimicrobial agent: applications and mode of action. Biomacromolecules, 2003, **4**(6): 1457-1465

Adhesion Mechanisms of Aquatic Fouling Organisms Mediated by Biomacromolecules[*]

HE Dan[1,2)], LI Shi-Guo[1,2)**], ZHAN Ai-Bin[1,2)**]

([1)]*Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100085, China;
[2)]*College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, China)

Graphical abstract



Abstract Aquatic organisms can secrete biomacromolecules through specialized organs, tissues, or structures, enabling adhesion to underwater material surfaces and leading to severe biofouling issues. This phenomenon adversely impacts aquatic ecosystem health and human activities. Biofouling has emerged as an emerging global environmental challenge. Adhesion serves as the foundation of biofouling, representing a critical step toward a comprehensive understanding of the adhesion mechanisms of aquatic organisms. Biomacromolecules, including proteins, lipids, and carbohydrates, are the primary functional components in the adhesive substances of aquatic fouling organisms. Research indicates that these biomacromolecules exhibit diversity in types and characteristics across different aquatic organisms, yet their adhesion mechanisms show unifying features. Despite significant progress, there remains a lack of comprehensive reviews on the adhesion mechanisms mediated by biomacromolecules in aquatic fouling organisms, particularly on the roles of lipids and carbohydrates. Through a comprehensive analysis of existing literature, this review systematically summarizes the mechanistic roles of

---

[*] This work was supported by a grant fromThe National Natural Science Foundation of China (42276116).

[**] Corresponding author.

LI Shi-Guo. Tel：86-10-62841639，E-mail：sgli@rcees.ac.cn

ZHAN Ai-Bin. Tel：86-10-62849882，E-mail：azhan@rcees.ac.cn

Received：January 21，2025 Accepted：April 1，2025

three classes of macromolecules in aquatic biofouling adhesion processes. Proteins demonstrate central functionality in interfacial adhesion and cohesion through specialized functional amino acids, conserved structural domains, and post-translational modifications. Lipids enhance structural stability via hydrophobic barrier formation and antioxidative protection mechanisms. Carbohydrates contribute to adhesion persistence through cohesive reinforcement and enzymatic resistance of adhesive matrices. Building upon these mechanisms, this review proposes four prospective research directions: optimization of protein-mediated adhesion functionality, elucidation of lipid participation in adhesion dynamics, systematic characterization of carbohydrate adhesion modalities, and investigation of macromolecular synergy in composite adhesive systems. The synthesized knowledge provides critical insights into underwater adhesion mechanisms of aquatic fouling organisms and establishes a theoretical foundation for developing mechanism-driven antifouling strategies. This work advances fundamental understanding of bioadhesion phenomena while offering practical guidance for next-generation antifouling technology development.

Key words aquatic organism, biofouling, adhesion, biomacromolecule, adhesive mechanism

DOI：10.16476/j.pibb.2025.0040 **CSTR**：32369.14.pibb.20250040