

极地微生物多糖的生物学特征及对 金属的腐蚀影响机制

孙振美, 刘涛, 郭娜, 郭章伟

(上海海事大学 海洋科学与工程学院, 上海 201306)

摘要: 微生物在自然界中的分布范围极广, 由于其便捷性、经济型、环保性等优点, 已被广泛应用于人类社会发展的方方面面。随着南北极开发力度的加大, 极地微生物由于其适应极地严酷自然环境的独特生物学特征引起广泛兴趣。其中, 极地微生物多糖是重要的研究领域, 其在结构上区别于普通微生物多糖, 有助于微生物在极寒环境中正常的生命活动。此外, 还阐述了微生物合成多糖的 Wzx-Wzy、ABC 转运蛋白和合酶依赖途径以及多糖与生物膜形成之间的关系, 并以此为基础, 进一步延伸至多糖对金属材料表面腐蚀的影响。通过研究极地微生物多糖的特征、生物膜形成和金属腐蚀三者之间的关系, 探索影响极地微生物腐蚀机制的关键因素, 为未来极地服役材料的腐蚀防护提供参考。

关键词: 极地微生物; 多糖; 极地; 腐蚀

中图分类号: TG172 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-3660(2022)09-0065-09

DOI: 10.16490/j.cnki.issn.1001-3660.2022.09.006

Biological Characteristics of Polar Microbial Polysaccharides and Corresponding Mechanism of Metal Corrosion

SUN Zhen-mei, LIU Tao, GUO Na, GUO Zhang-wei

(College of Ocean Science and Engineering, Shanghai Maritime University, Shanghai 201306, China)

ABSTRACT: Microorganism is widely distributed in nature, and has been utilized in all aspects of human social development due to its advantages of convenience, economy and environmental protection. With the development of the arctic and Antarctic, polar microorganisms have attracted extensive interest because of their unique biological characteristics in adapting to the harsh polar natural environment. Especially, polar microbial polysaccharides are important research branch, which is structurally different from ordinary microbial polysaccharides. It is helpful for normal life activities of microorganisms in extremely cold environment. In addition, the Wzx-Wzy, ABC transporters, synthase-dependent pathways of microbial synthesis of polysaccharides and the relationship between polysaccharides and biofilm formation are also discussed in this paper. Based on this, the effect of polysaccharides on the surface corrosion of metal materials is further extended. By studying the relationship between

收稿日期: 2022-05-29; 修订日期: 2022-08-22

Received: 2022-05-29; Revised: 2022-08-22

基金项目: 国家自然科学基金 (41976039, 42006039, 51901127); 上海市自然科学基金 (19ZR1422100)

Fund: National Natural Science Foundation of China (41976039, 42006039, 51901127); Natural Science Foundation of Shanghai (19ZR1422100)

作者简介: 孙振美 (1996—), 女, 博士研究生, 主要研究方向为微生物腐蚀。

Biography: SUN Zhen-mei (1997-), Female, Ph. D. student, Research focus: microbiologically influenced corrosion.

通讯作者: 刘涛 (1979—), 男, 博士, 教授, 主要研究方向为海洋工程材料。

Corresponding author: LIU Tao (1979-), Male, Doctor, Professor, Research focus: marine engineering materials.

引文格式: 孙振美, 刘涛, 郭娜, 等. 极地微生物多糖的生物学特征及对金属的腐蚀影响机制[J]. 表面技术, 2022, 51(9): 65-73.

SUN Zhen-mei, LIU Tao, GUO Na, et al. Biological Characteristics of Polar Microbial Polysaccharides and Corresponding Mechanism of Metal Corrosion[J]. Surface Technology, 2022, 51(9): 65-73.

the characteristics of polar microbial polysaccharides, biofilm formation and metal corrosion, the key factors affecting the mechanism of polar microbial corrosion were explored, providing perspective for the corrosion protection of polar service materials in the future.

KEY WORDS: polar microorganism; polysaccharides; polar region; corrosion

南、北极位于地球的两端, 拥有独特的地理环境, 蕴含丰富的矿藏和海洋生物资源。随着极地重要的科学价值和特殊的战略地位不断显现, 人们对极地的探索早已从探险时代进入科考与开发的新时代^[1]。南北极寒冷、干燥及强紫外辐射的极端环境孕育出数量丰富、种属各异的极地微生物, 它们参与了极地大气和海洋间的碳循环, 在基础研究方面具有重大的意义, 是各领域科学家们研究新型微生物资源、低温修复、极地环境工程等科学技术问题的首要关注目标^[2]。由于极地海洋具有常年酷寒冰冻、光照辐射大、海冰层海水盐度高等极端环境特点, 导致极地微生物也多具备独特分子生物学机制和生理生化特征^[3-5]。微生物多糖种类繁多, 广泛应用于各种行业, 而在极地地区中, 多糖在极地微生物抵御寒冷环境中发挥重要作用, 本文通过阐述极地微生物多糖的结构与合成机制加深对极地微生物的认识, 为极地微生物多糖的进一步研究奠定基础, 其中将重点讨论极地微生物多糖对金属腐蚀的作用机制。

1 极地微生物的种类与特征

截至 2018 年从国际系统分类生物学网站 IJSEM (<http://www.microbiologyresearch.org>) 共检索到来自南北极的新型微生物种属包括 15 个门、143 个属、239 个种, 其中变形菌门和拟杆菌门占据绝大多数^[6-8]。近年来极地微生物已经成为了关注和研究的热点。Zeng^[9]利用假交替单胞菌属 (*Pseudoalteromonas sp.*) 和科尔韦氏氏属 (*Colwellia sp.*) 研究发现二甲基磺基丙酸酯对极地细菌的作用。Carmen 等^[10]发现颗粒状球菌属 (*Granulococcus spp.*) 和解环菌属 (*Cycloclasticus spp.*) 在海洋中石油降解方面有特殊作用。冷杆菌属 (*Psychrobacter sp.*) 的冷活性碱性蛋白质可作为低温清洁剂^[11]。

极地环境的低温降低生化反应速率, 对溶质的运输和扩散产生负面影响, 并导致冰的形成和渗透应激。为应对极性应激条件, 微生物利用不饱和脂肪酸、冷休克蛋白、色素和多糖等保护策略应对生存问题。Lauritano 等^[12]发现极地细菌通过调节不饱和脂肪酸的种类和数量, 以维持细胞膜的流动性; 同时, 极地细菌能够上调冷应激反应基因并合成冷活性蛋白质/酶^[13]。革兰氏阳性细菌中的肽聚糖增厚也有助于避免细胞破裂和渗透失衡; 冷适应细菌会产生多糖等物质来降低细胞质渗透压和减少水分散

失^[12]。

微生物多糖在微生物适应寒冷环境中起重要作用, 它不仅是微生物的能量来源和支持性组织结构, 也参与细胞内多种生化反应^[14]。Koo 等^[15]研究发现, 南极湖泊和土壤微生物群落具有相同的寒冷应激反应, 包括胞外多糖基因激活和冷诱导蛋白的产生, 这使得它们能够在极端条件下生存。Huan 等^[16]提出来自北冰洋的 *Mesonina algae* 是一种嗜盐嗜冷菌, 其大量细胞外多糖的合成和各种细胞外蛋白酶家族的分泌使得 *Mesonina algae* 具备抗寒能力。生物膜形成、共生、结合、孢子形成等活动为细菌生存在地球上最寒冷、最干燥的大陆提供可能性^[17]。总而言之, 多糖物质能够保持细胞的正常生理活动, 而极地微生物的进化机制可能更加保守, 非常有利于开展多糖合成机制的深入研究。

2 极地微生物多糖的结构与功能

微生物的结构和功能与环境条件相适应, 微生物多糖主要分为荚膜多糖 (Capsular polysaccharide, CPS)、脂多糖 (Lipopolysaccharide, LPS) 和胞外多糖 (Exopolysaccharide, EPS), 他们在微生物生长过程中发挥着不同的生物学功能, 而极地微生物多糖与普通微生物多糖在结构上有一定差异性, 导致其生物学功能和自身分泌机制发生变化, 这使得极地微生物能够更加适应恶劣的极地寒冷环境。

2.1 荚膜多糖

荚膜多糖是细菌与固体表面相互作用的高度水合型多糖, 它调节细菌黏附和生物膜形成, 维持成熟的生物膜厚度及流动性, 是研究细菌附着生物膜需要重点关注的多糖之一^[18]。Jared 等^[19]在研究分离自北极海洋的一种 γ -变形菌 *Colwellia psychrerythraea* 34H 时发现, 其荚膜多糖由包含 2 个氨基糖和 2 个糖醛酸的四糖重复单元组成, 这种独特的多糖结构类似于极地微生物特有的抗冻蛋白和糖蛋白, 在促进细菌附着形成生物膜的同时保护细菌免受极地严寒的伤害。荚膜多糖通过其独特的一级结构和三维构象, 抑制冰晶生长, 发挥抗冻作用。荚膜多糖生产表现出响应生长温度的变化, Casillo 等^[20]在极低温度下的培养嗜冷菌 *Colwellia psychrerythraea* 34H, 其仅仅产生具有活性的 CPS, 证实荚膜多糖在细菌存活中的关键作用。

2.2 脂多糖

脂多糖是由脂质和多糖构成的物质, 其构成的微生物细胞外膜是革兰氏阴性细菌包膜的组成部分, 对微生物的生命活动具有重要作用。脂多糖三元结构包括核心寡糖-O 多糖-嵌入外膜的糖脂, 在嗜冷菌 *Colwellia psychrerythraea* 34H 中, Casillo 等^[20]发现核心寡糖区域因含有许多酸性残基, 所以赋予整个分子高负电荷密度、糖脂携带多种氨基酸、O-多糖区域缺乏 O 链等特征, 这些结构赋予细菌适应寒冷环境的能力。Lorenzo 等^[21]在南极嗜冷革兰氏阴性菌中观察到脂多糖糖脂部分酰基链去饱和、长度缩短和分支减少等结构改变, 这能保证即使在非常低的温度下细菌也能维持细胞膜的流动性。另有文献指出, 编码核糖脂多糖糖基转移酶的 *wapH* 引起了明显的包膜改变, 保持脂多糖正常发挥功能有利于细菌在寒冷条件下生长^[22]。脂多糖是两性大分子, 对生存和存活必不可少, 因为它们在与外部环境的动态相互作用中为整个细菌包膜提供稳定结构和保护。

2.3 胞外多糖

胞外多糖是微生物在生长过程中分泌到细胞壁外的水溶性多糖, 易与菌体分离。海冰微生物胞外多糖的结构与其他海洋细菌分泌多糖的结构不同, 其胞外多糖的骨架由 1- α -甘露糖基残基、6- α -甘露糖基残基组成, 其中相当一部分 6- α -甘露糖基残基在第 2 位以单个甘露糖残基或 2 个甘露糖残基分支连接。这种结构使得细菌能够适应低温、高盐度和冻融循环的环境^[23]。Krembs 等^[24]研究发现极地微生物分泌的胞外多糖富含多羟基结构, 能够抑制细胞中冰晶的形成, 缓冲低温和高盐度对细菌的伤害。Blanco 等^[25]的研究发现分布于极地海冰水交界处的微生物胞外多糖的平均分子量相较于普通海水中微生物分泌的多糖高 5~15 倍。细菌的胞外多糖分泌到周围环境中, 通过稳定膜结构保护细胞, 具有明显的冷冻保护作用, 可以利用其研发天然冷冻保护剂; 另一方面, 胞外多糖可以作为碳和能量储备, 保证细菌的能量供应。

3 微生物多糖的合成与下游调控

不同微生物合成多糖的过程不尽相同, 其主要合成途径主要有 Wzx-Wzy 依赖途径、ABC 转运蛋白依赖途径和合酶依赖途径。在革兰氏阴性菌和革兰氏阳性菌中, 细菌表面多糖影响生物与非生物基质的黏附、运动、免疫系统激活、生物膜形成, 对于细菌生存繁殖具有重要作用, 而大多数细胞表面多糖是通过 Wzx-Wzy 依赖性组装途径产生。

3.1 微生物多糖合成的分子调控机制

Wzx-Wzy 依赖途径由 *wzy* 依赖性蛋白基因簇编

码。Minic 等^[26]表示该途径由磷酸调节系统、Wzx 翻转酶、Wzy 聚合酶、转录调节因子 (*EpsA*)、酪氨酸磷酸酶 (*EpsB*)、膜相关蛋白 (*EpsC*)、酪氨酸激酶 (*EpsD*)、半乳糖基转移酶 (*EpsE*) 构成。具体地, Zeidan 等^[27]强调糖醇解提供前体物质, *EpsE* 利用磷酸化单糖形成重复单元, Wzx 翻转酶和 Wzy 聚合酶均为膜结合蛋白, 前者识别重复单元并将其翻转至细胞质膜上, 后者添加新的重复单元构成长链, 至此, 多糖组装基本完成。*EpsC* 发挥支架作用, 将 Wzx 翻转酶、Wzy 聚合酶、*EpsA* 固定在细胞质膜上, 并且激活 *EpsD* 调控多糖的链长^[26-27]。多糖合成的量需要有一定限制, Elsholz 等^[28]研究发现生物膜成熟后期, *EpsB* 切换至不活跃的磷酸化状态, 结束正反馈通路循环, 细菌通过这种机制维持多糖产量的平衡状态。

ABC 转运蛋白依赖途径与多种多糖的生物合成有关。通过 ABC 转运蛋白依赖通路组装的多糖完全在内膜的细胞质表面聚合。该途径由 CtrA、CtrB、ABC 转运蛋白构成, ABC 转运蛋白负责多糖组装, Williams 等^[29]发现肺炎克雷伯菌中 ABC 转运蛋白的基因簇分为 dTDP-L-吡喃鼠李糖合成系统、鼠李糖基转移酶、ABC 转运蛋白和多糖链终止子四部分, 在该菌株中, 位于糖基转移酶的 WbbB 蛋白集多糖聚合、终止和链长调节功能于一体, 发挥中心作用。而 Larue 等^[30]阐述了 OPX-PCP 蛋白复合物对于荚膜多糖输出的重要作用, CtrA 属于外膜多糖输出 (OPX) 蛋白质家族, CtrB 是一种内膜蛋白, 属于多糖共聚合酶 (PCP) 家族, 有助于多糖从内膜分泌到周质。

在革兰氏阴性菌中, 合酶依赖通路包括外膜 β -桶孔蛋白、周质含有四肽重复的支架蛋白和内膜包埋合酶。Whitney 等^[31]发现该通路中, 细胞质内的受体结合细菌第二信使双(3'-5')-环状二聚鸟苷一磷酸 (c-di-GMP) 后, 激活嵌于膜中的糖基转移酶能够促进同时聚合物形成和跨内膜易位, 激活多糖产生, 多糖通过 β -桶孔蛋白穿过外膜, 其中, 含有四肽重复 (TPR) 的支架蛋白可以保护多糖免于降解。Wzx-Wzy 和 ABC 转运蛋白依赖通路都使用相似的蛋白质家族来促进胞外多糖通过周质和外膜输出, 该过程涉及来自外膜多糖输出 (OPX) 和多糖共聚合酶 (PCP) 蛋白质家族的蛋白质, 合酶依赖通路则与它们完全不同。

3.2 微生物多糖与生物膜形成

生物膜形成的前提是分泌由多糖、蛋白质、脂质和核酸成分组成的微生物细胞外聚合物 (Extracellular Polymer EPSs)。EPSs 具有缓冲环境压力、提供营养环境、通过信号分子促进基因交换和调节的功能^[32], 多糖的分泌将会加速生物膜形成^[33]。Zhuang 等^[34]表示多糖分泌提高 25%, 形成的生物膜更厚、更有活力。在结构方面, Bellich 等^[35]表示 *Burkholderia*

multivorans C1576 多糖的一级结构中含有鼠李糖二聚体,能够减少细菌与表面的排斥力,加之紧密的三级结构,推测多糖在生物膜中发挥结构支撑作用。然而也有少部分文献指出,部分多糖对于生物膜的形成具有抑制作用^[36]。Zeng 等^[37]发现假交替单胞菌的纤维素过量分泌和荚膜多糖的减少分别导致细菌生物膜出现褶皱和半透明形态,多糖对细菌生物膜形成过程中发挥十分重要的作用。

从分子生物学层面来看,多糖通过碳储存调控(Carbon Storage Regulation, Csr)机制影响生物膜形成, RNA 结合蛋白(CsrA)负调控生物膜形成,非编码 RNA(CsrB、CsrC)可以解除 CsrA 对生物膜形成的抑制作用, CsrA、CsrB、CsrC 构成 Csr 控制

生物膜的关键组分(图 1)。Wang 等^[38]在大肠杆菌中发现一种 1,6-N-乙酰基-D-葡萄糖胺组成的多糖,称为黏附素(PGA),具备 *pgaABCD* 基因座,其中 *pgaA* mRNA 可以通过与 CsrA 结合促进生物膜形成^[39]。生物膜形成后期,在革兰氏阳性菌中,自诱导肽(AIPs)与细胞膜上的双组分组氨酸激酶结合,使其发生自磷酸化,激活下游基因转录,促进生物膜形成^[40]。相反,在革兰氏阴性菌中,酰基高丝氨酸内酯(AHLs)作为信号分子穿过细胞膜与受体细胞内的调节蛋白结合调控基因表达, AHLs 与 LuxR 受体结合可以刺激分泌更多 AHLs(图 1),进行信号放大^[40-41]。细菌种群通过控制生物膜形成,为成员提供了足够的营养物质,从而使它们在种群竞争中胜出。

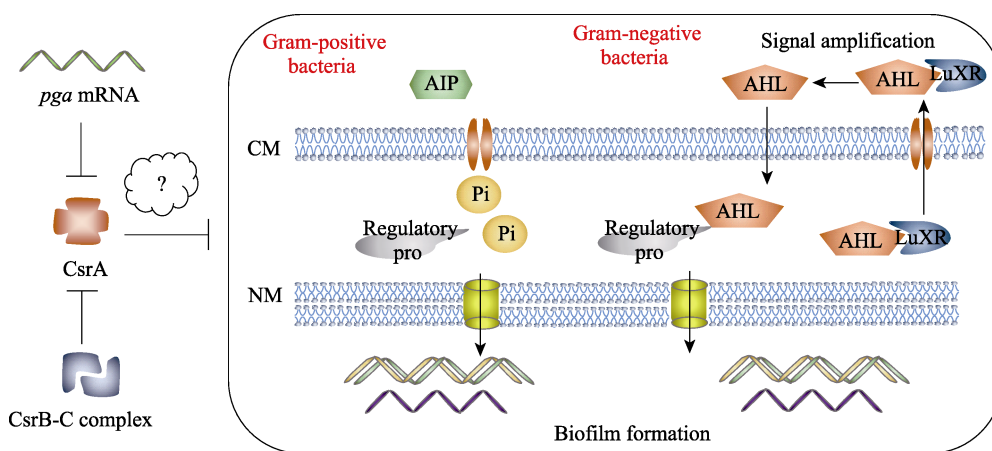


图 1 多糖调控生物膜合成机制

Fig.1 The mechanism of polysaccharide regulating biofilm synthesis

极地严苛的低温环境下,极地微生物更需要足够的营养物质。Christmas 等^[42]发现极地菌 *Phormidesmis prosperleyi* 中多糖相关基因活跃表达。假单胞菌 *Pseudomonas mandelii* 过量产生的海藻酸盐可能是 *P. mandelii* 适应南极极端温度的成功进化^[43]。 *Lutibacter profundus* LP1(T)是分离于北冰洋中洋脊黄杆菌科细菌,大量编码细胞外多糖合成途径、卷曲纤维和表面附着的基因可以介导生物膜的黏附,并可能有助于生物膜的形成^[44]。极地微生物利用多糖等组分形成生物膜,供给自身营养物质并减少外界环境伤害,更好地保证了自身生存繁殖。当遇到适合的固体基质,微生物群落的多细胞外多糖物质会选择性地附着于特定的金属基材上,从而形成微生物膜,生物膜与金属材料表面腐蚀关系十分密切。

4 极地微生物多糖对金属材料的腐蚀作用

众所周知,海洋是严酷的腐蚀环境之一,几乎所有的船舶和海洋工程装备都会受到海洋微生物的腐蚀(Microbiologically Influenced Corrosion, MIC)^[45-47],

海洋微生物是腐蚀的主要诱因之一,可能导致严重的安全事故和巨大的经济损失^[48]。

4.1 普通环境微生物多糖对金属材料的腐蚀作用

近年来关于微生物对金属材料腐蚀机制主要聚焦于其胞外分泌物,尤其是胞外多糖对材料腐蚀的影响。*Vibrio neocaledonicus* sp.产生的胞外多糖可有效防止碳钢在人造海水和酸性介质中的腐蚀,其抑制作用随着多糖浓度的增加而增加^[49]。Guo 等^[50]发现 *Pseudoalteromonas lipolytica* 细菌纤维素过量分泌突变株 Δ 17125 有利于生物矿化膜的形成,有效抑制金属腐蚀;而纤维素缺乏的突变株 Δ bcs 由于缺乏纤维素多糖,无法形成生物矿化膜,从而加速金属的腐蚀,说明细菌纤维素在生物膜形成和生物矿化过程中起重要作用(图 2)。而某些多糖可能促进金属材料表面腐蚀的发生, Ceyhan^[51]提出生物膜中的胞外多糖对细菌具有保护作用,使得生物膜在冷却水管道系统中产生腐蚀现象,并严重影响金属表面的传热效率。Laura 等^[52]表示胞外多糖可以加速钢暴露部位的腐蚀。钛及其合金通常被用作生物医学植入物,在生理

条件下耐腐蚀能力强。脂多糖能够和钛发生相互作用, 改变其耐腐蚀性能^[53], 造成医用器材的腐蚀问题; 硫酸盐还原菌等革兰氏阴性菌外膜中的脂多糖能与亚铁离子 (Fe^{2+}) 发生特异反应, 加速钢材表面的腐蚀^[54]。细胞表面产生荚膜多糖, 有助于细胞的黏附、减毒和逃逸^[55], 笔者推测产生荚膜多糖的细菌能够在复杂的海水环境中维持自身的生存, 促进细菌与金属基质的黏附, 提高菌落形成的效率。硫酸盐还原菌和铁氧化细菌由于多糖的作用加速金属的腐蚀过程^[56-57], 推测其原因是碳水化合物中阴离子基团螯合金属的能力增加, 促进腐蚀发生^[57]。此外, *Haloaerobium* 等^[58]嗜盐产硫细菌通过代谢多糖物质产生硫化物和醋酸盐, 对管道的基础设施造成点蚀。多

糖、EPS、生物膜关系链逐级累加, 其对金属材料的腐蚀也逐渐复杂, 不同细菌形成的生物膜特征有所改变。枯草芽孢杆菌和解脂假单胞菌的生物膜分别抑制和促进低合金钢的腐蚀, 前者致密且疏水, 对于金属材料具有保护作用; 后者松散且亲水, 容易引起金属材料的点蚀现象^[59]。而上文中提到生物膜形成的前提是 EPS 的合成, EPS 在金属腐蚀中的作用取决于官能团与金属离子相互作用的程度和组分参加电子转移的能力^[60]。随着国家南北极开发战略的推进, 破冰船和极地科考站的研究日益重要, 这些海洋设备要求材料对于极低温下耐腐蚀能力提出了更高的要求, 因此, 极地微生物产生的多糖对金属材料的腐蚀研究是重要的研究方向。

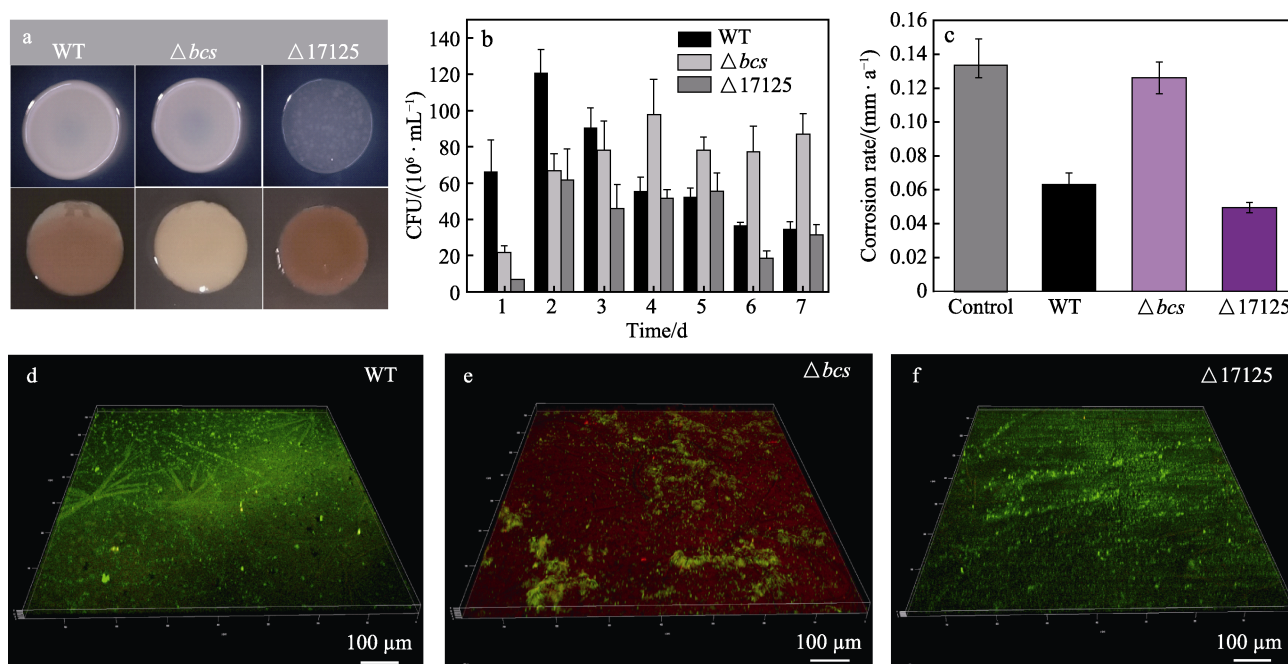


图 2 细菌纤维素是影响金属腐蚀的重要因素之一^[50]

Fig.2 Bacterial cellulose is one of the important factors affecting metal corrosion^[50]

4.2 低温环境中微生物多糖对金属材料的腐蚀作用

温度是影响多糖分泌和活性的重要因素, 本课题组研究发现叶氏假交替单胞菌在 4°C 与 20°C 下的总糖含量分别 5.67 mg/g 与 3.27 mg/g , 证明低温环境确实促进极地微生物的分泌多糖。而多糖总量的提高可以有效抑制金属材料的腐蚀。Hassan 等^[61]研究发现多糖对于金属材料表面腐蚀的作用受温度影响比较明显, 果胶酸盐作为一种水溶性天然多糖对于金属铝的腐蚀具有抑制作用, 而其抑制效率随着温度的升高而降低, 说明在低温条件下多糖能够更大程度地抑制金属表面腐蚀。极地微生物为保证生存, 低温下分泌多糖含量增加, 大大提高了生物膜的形成速度, 而极地微生物的多糖含量一般较高, 例如, 来自南极的

Sporobolomyces Salmonicolor AL 的胞外多糖最大产量为 5.64 g/L , *L. scotii* 和 *C. laurentii* AL 分别具有 7.5 g/L 和 6.0 g/L 的多糖生物量^[62-63], 以及文中提到极地微生物多糖的结构也发生一定改变, 故笔者推测极地微生物分泌多糖对于金属材料的腐蚀会有比较明显的作用。目前 Toshkova 等^[64]利用南极细菌 *Streptomyces sp.* 分离出链霉菌杂多糖 (ASMP), 其对于生物体炎症反应有比较好的效果, 是良好的免疫调节生物活性物质。Hao 等^[65]也提出来自南极细菌 *Pseudoaltermonas* 的胞外多糖 EPS-II 是一种能够降低早期炎症的天然减毒剂。目前极地微生物多糖的腐蚀研究相对空白, 但是极地微生物多糖对金属材料腐蚀意义重大。该领域的研究可以丰富现有的微生物腐蚀机制、开发绿色缓蚀剂、提高极地微生物资源的利用率等 (图 3)。本文中微生物多糖、生物膜、金属

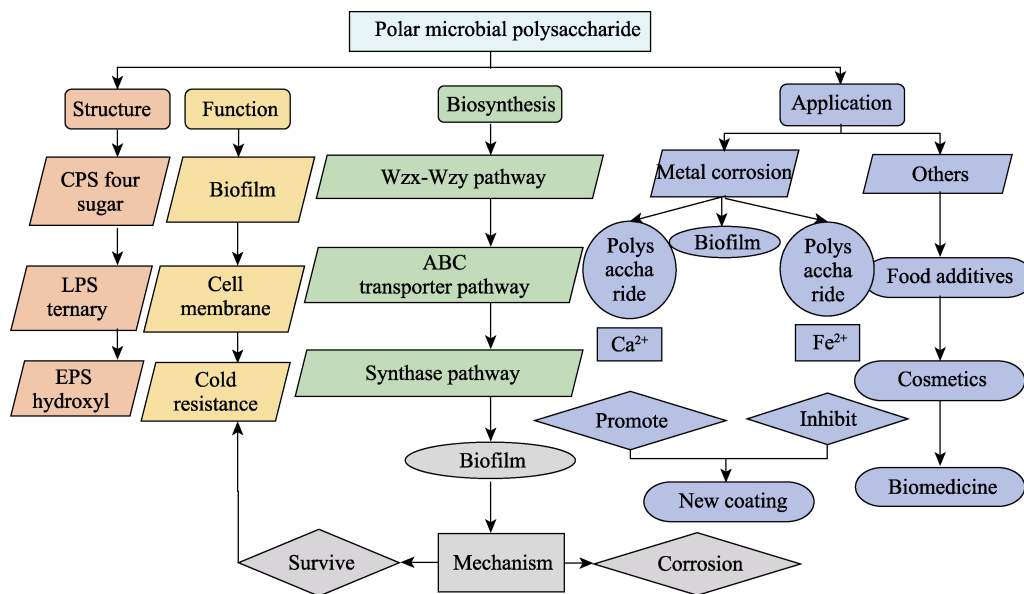


图3 极地微生物多糖结构、功能、合成及应用

Fig.3 The structure, function, synthesis and application of polar microbial polysaccharides

材料腐蚀三者构成沙漏状关系,不同种微生物多糖通过生物膜作为连接点,促进或者抑制金属材料表面的腐蚀,在此基础上,进一步探索极地微生物多糖的腐蚀机制对于未来极地服役材料的抗腐蚀性研究十分重要。

5 讨论与展望

极地地区微生物资源丰富,其多样化的多糖产物是极地微生物资源的研究重点,因为多糖能够在极寒环境中保障微生物自身的生长繁殖,具有广泛的生物活性,因此,它在工业和社会上有着广泛应用。目前已经有研究人员将多糖添加到涂层中试图提高材料的防腐性能和抗冰性能^[66]。多糖作为天然的腐蚀抑制剂能够更好地保护环境,减少对自然生态系统的损害。无论在微生物腐蚀研究领域还是极地船舶材料研究领域,极地微生物对金属材料的腐蚀研究都处于空白阶段。随着我国极地事业的发展,迫切需要研究极地微生物独特的生理生化机制是否会对船舶材料造成严重的腐蚀危害,从而建立极地船用材料全生命周期的评价体系。同时,随着更多微生物多糖的发现,其应用范围将越来越广,它在腐蚀抑制、食品和化妆品^[67-69]等行业都具有巨大的潜力。

参考文献:

- [1] 李大海, 张荧楠. 冰上丝绸之路海洋科技创新战略研究[J]. 中国工程科学, 2019, 21(6): 64-70.
LI Da-hai, ZHANG Ying-nan. Marine Science and Technology Innovation for the Polar Silk Road[J]. Strategic Study of CAE, 2019, 21(6): 64-70.
- [2] ANTONY R, KRISHNAN K P, LALURAJ C M, et al. Diversity and Physiology of Culturable Bacteria Associated with a Coastal Antarctic Ice Core[J]. Microbiological Research, 2012, 167(6): 372-380.
- [3] VERDE C, GIORDANO D, BELLAS C M, et al. Polar Marine Microorganisms and Climate Change[J]. Advances in Microbial Physiology, 2016, 69: 187-215.
- [4] DANILOVICH M E, SÁNCHEZ L A, ACOSTA F, et al. Antarctic Bioprospecting: In Pursuit of Microorganisms Producing New Antimicrobials and Enzymes[J]. Polar Biology, 2018, 41(7): 1417-1433.
- [5] 林学政, 边际. 极地微生物低温适应性的分子机制[J]. 极地研究, 2003(01): 75-82.
LIN Xue-zheng, BIAN Ji. Molecular Mechanisms of Cold Adaptation of Polar Microorganisms[J]. Polar Research, 2003(1): 75-82.
- [6] OZTURK R C, FEYZIOGLU A M, ALTINOK I. Prokaryotic Community and Diversity in Coastal Surface Waters along the Western Antarctic Peninsula[J]. Polar Science, 2022, 31: 100764.
- [7] CHA Qian-qian, WANG Xiu-juan, REN Xue-bing, et al. Comparison of Alginate Utilization Pathways in Culturable Bacteria Isolated from Arctic and Antarctic Marine Environments[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 609393.
- [8] LIU Jia-pei, FAN Ying, LIU Xue-zhu, et al. Communities and Diversities of Bacteria and Archaea in Arctic Seawater[J]. Evolutionary Ecology Research, 2018, 19: 407-421.
- [9] ZENG Yin-xin. Phylogenetic Diversity of Dimethyl Sulfoniopropionate Dependent Demethylase Gene *dmdA* in Distantly Related Bacteria Isolated from Arctic and Antarctic Marine Environments[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2019, 38(8): 64-71.

- [10] RIZZO C, MALAVENDA R, GERÇE B, et al. Effects of a Simulated Acute Oil Spillage on Bacterial Communities from Arctic and Antarctic Marine Sediments[J]. *Microorganisms*, 2019, 7(12): 632.
- [11] PERFUMO A, VON SASS G J F, NORDMANN E L, et al. Discovery and Characterization of a New Cold-Active Protease from an Extremophilic Bacterium via Comparative Genome Analysis and in Vitro Expression[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 881.
- [12] LAURITANO C, RIZZO C, LO GIUDICE A, et al. Physiological and Molecular Responses to Main Environmental Stressors of Microalgae and Bacteria in Polar Marine Environments[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(12): 1957.
- [13] BAEZA M, ZÚÑIGA S, PERAGALLO V, et al. Identification of Stress-Related Genes and a Comparative Analysis of the Amino Acid Compositions of Translated Coding Sequences Based on Draft Genome Sequences of Antarctic Yeasts[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 623171.
- [14] MAHMOUD Y A G, EL-NAGGAR M E, ABDELMEGEED A, et al. Recent Advancements in Microbial Polysaccharides: Synthesis and Applications[J]. *Polymers*, 2021, 13(23): 4136.
- [15] KOO H, HAKIM J, MORROW C, et al. Metagenomic Analysis of Microbial Community Compositions and Cold-Responsive Stress Genes in Selected Antarctic Lacustrine and Soil Ecosystems[J]. *Life*, 2018, 8(3): 29.
- [16] HUAN Ran, HUANG Jia-feng, LIU Dan, et al. Genome Sequencing of *Mesonia Algae* K4-1 Reveals Its Adaptation to the Arctic Ocean[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2812.
- [17] WONG S Y, CHARLESWORTH J C, BENAUD N, et al. Communication within East Antarctic Soil Bacteria[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 86(1): e01968-e01919.
- [18] HILTON T, ROSCHE T, FROELICH B, et al. Capsular Polysaccharide Phase Variation in *Vibrio Vulnificus*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(11): 6986-6993.
- [19] JAVED M A, STODDART P R, PALOMBO E A, et al. Inhibition or Acceleration: Bacterial Test Media can Determine the Course of Microbiologically Influenced Corrosion[J]. *Corrosion Science*, 2014, 86: 149-158.
- [20] CASILLO A, D'ANGELO C, PARRILLI E, et al. Membrane and Extracellular Matrix Glycopolymers of *Colwellia Psychrerythraea* 34H: Structural Changes at Different Growth Temperatures[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 820714.
- [21] DI LORENZO F, CRISAFI F, LA CONO V, et al. The Structure of the Lipid a of Gram-Negative Cold-Adapted Bacteria Isolated from Antarctic Environments[J]. *Marine Drugs*, 2020, 18(12): 592.
- [22] BENFORTE F C, COLONNELLA M A, RICARDI M M, et al. Novel Role of the LPS Core Glycosyltransferase WapH for Cold Adaptation in the Antarctic Bacterium *Pseudomonas Extremaustralis*[J]. *PLoS One*, 2018, 13(2): e0192559.
- [23] LIU Sheng-bo, CHEN Xiu-lan, HE Hai-lun, et al. Structure and Ecological Roles of a Novel Exopolysaccharide from the Arctic Sea Ice Bacterium *Pseudoalteromonas* sp. Strain SM20310[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(1): 224-230.
- [24] KREMBS C, EICKEN H, JUNGE K, et al. High Concentrations of Exopolymeric Substances in Arctic Winter Sea Ice: Implications for the Polar Ocean Carbon Cycle and Cryoprotection of Diatoms[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2002, 49(12): 2163-2181.
- [25] BLANCO Y, RIVAS L A, GONZÁLEZ-TORIL E, et al. Environmental Parameters, and not Phylogeny, Determine the Composition of Extracellular Polymeric Substances in Microbial Mats from Extreme Environments[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 650: 384-393.
- [26] MINIC Z, MARIE C, DELORME C, et al. Control of *EpsE*, the Phosphoglycosyltransferase Initiating Exopolysaccharide Synthesis in *Streptococcus Thermophilus*, by *EpsD* Tyrosine Kinase[J]. *Journal of Bacteriology*, 2007, 189(4): 1351-1357.
- [27] ZEIDAN A A, POULSEN V K, JANZEN T, et al. Polysaccharide Production by Lactic Acid Bacteria: From Genes to Industrial Applications[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2017, 41(Supp_1): S168-S200.
- [28] ELSHOLZ A K W, WACKER S A, LOSICK R. Self-Regulation of Exopolysaccharide Production in *Bacillus Subtilis* by a Tyrosine Kinase[J]. *Genes & Development*, 2014, 28(15): 1710-1720.
- [29] WILLIAMS D M, OVCHINNIKOVA O G, KOIZUMI A, et al. Single Polysaccharide Assembly Protein that Integrates Polymerization, Termination, and Chain-Length Quality Control[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(7): E1215-E1223.
- [30] LARUE K, FORD R C, WILLIS L M, et al. Functional and Structural Characterization of Polysaccharide Co-Polymerase Proteins Required for Polymer Export in ATP-Binding Cassette Transporter-Dependent Capsule Biosynthesis Pathways[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286(19): 16658-16668.
- [31] WHITNEY J C, HOWELL P L. Synthase-Dependent Exopolysaccharide Secretion in Gram-Negative Bacteria[J]. *Trends in Microbiology*, 2013, 21(2): 63-72.
- [32] SAMROT A V, ABUBAKAR MOHAMED A, FARADJEVA E, et al. Mechanisms and Impact of Biofilms and Targeting of Biofilms Using Bioactive Compounds-a Review[J]. *Medicina*, 2021, 57(8): 839.
- [33] CUI Xiao-chun, CHEN Cong-li, LIU Ying-lu, et al. Exogenous Refractory Protein Enhances Biofilm Formation by Altering the Quorum Sensing System: A Potential Hazard of Soluble Microbial Proteins from WWTP Efflu-

- ent[J]. Science of the Total Environment, 2019, 667: 384-389.
- [34] ZHUANG Zheng, YANG Gui-qin, MAI Qi-jun, et al. Physiological Potential of Extracellular Polysaccharide in Promoting *Geobacter* Biofilm Formation and Extracellular Electron Transfer[J]. Science of the Total Environment, 2020, 741: 140365.
- [35] BELLICH B, DISTEFANO M, SYRGIANNIS Z, et al. The Polysaccharide Extracted from the Biofilm of *Burkholderia Multivorans* Strain C1576 Binds Hydrophobic Species and Exhibits a Compact 3D-Structure[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2019, 136: 944-950.
- [36] GRISHIN A V, KARYAGINA A S. Polysaccharide Galactan Inhibits *Pseudomonas Aeruginosa* Biofilm Formation but Protects Pre-Formed Biofilms from Antibiotics[J]. Biochemistry Biokhimiia, 2019, 84(5): 509-519.
- [37] ZENG Zhen-shun, GUO Xing-pan, LI Bai-yuan, et al. Characterization of Self-Generated Variants in *Pseudomonas Lipolytica* Biofilm with Increased Antifouling Activities[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2015, 99(23): 10127-10139.
- [38] WANG Xin, PRESTON J F 3rd, ROMEO T. The pgaABCD Locus of Escherichia Coli Promotes the Synthesis of a Polysaccharide Adhesin Required for Biofilm Formation[J]. Journal of Bacteriology, 2004, 186(9): 2724-2734.
- [39] WANG Xin, DUBEY A K, SUZUKI K, et al. CsrA Post-Transcriptionally Represses pgaABCD, Responsible for Synthesis of a Biofilm Polysaccharide Adhesin of Escherichia Coli[J]. Molecular Microbiology, 2005, 56(6): 1648-1663.
- [40] SAXENA P, JOSHI Y, RAWAT K, et al. Biofilms: Architecture, Resistance, Quorum Sensing and Control Mechanisms[J]. Indian Journal of Microbiology, 2019, 59(1): 3-12.
- [41] BEHNSEN J, DERIU E, SASSONE-CORSI M, et al. Probiotics: Properties, Examples, and Specific Applications[J]. Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine, 2013, 3(3): a010074.
- [42] CHRISMAS N A M, BARKER G, ANESIO A M, et al. Genomic Mechanisms for Cold Tolerance and Production of Exopolysaccharides in the Arctic Cyanobacterium *Phormidesmis Priestleyi* BC1401[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 533.
- [43] VÁSQUEZ-PONCE F, HIGUERA-LLANTÉN S, PAVLOV M S, et al. Alginate Overproduction and Biofilm Formation by Psychrotolerant *Pseudomonas Mandelii* Depend on Temperature in Antarctic Marine Sediments[J]. Electronic Journal of Biotechnology, 2017, 28: 27-34.
- [44] WISSUWA J, BAUER S L, STEEN I H, et al. Complete Genome Sequence of *Lutibacter Profundi* LP1^T Isolated from an Arctic Deep-Sea Hydrothermal Vent System[J]. Standards in Genomic Sciences, 2017, 12: 5.
- [45] HOU Bao-rong, LI Xiao-gang, MA Xiu-min, et al. The Cost of Corrosion in China[J]. Npj Materials Degradation, 2017, 1: 4.
- [46] SABEL C F, VICTOR D G. Governing Global Problems under Uncertainty: Making Bottom-up Climate Policy Work[J]. Climatic Change, 2017, 144(1): 15-27.
- [47] 吕美英, 李振欣, 杜敏, 等. 微生物腐蚀中生物膜的生成、作用与演变[J]. 表面技术, 2019, 48(11): 59-68.
- LYU Mei-ying, LI Zhen-xin, DU Min, et al. Formation, Function and Evolution of Biofilm in Microbiologically Influenced Corrosion[J]. Surface Technology, 2019, 48(11): 59-68.
- [48] 侯保荣. 海洋腐蚀防护的现状与未来[J]. 中国科学院院刊, 2016, 31(12): 6.
- HOU Bao-rong. Current Status and Future of Marine Corrosion Protection[J]. PNAS, 2016, 31(12): 6.
- [49] MORADI M, SONG Zhen-lun, XIAO Tao. Exopolysaccharide Produced by *Vibrio Neocaledonicus* sp. as a Green Corrosion Inhibitor: Production and Structural Characterization[J]. Journal of Materials Science & Technology, 2018, 34(12): 2447-2457.
- [50] GUO Na, ZHAO Qian-yu, HUI Xin-rui, et al. Enhanced Corrosion Protection Action of Biofilms Based on Endogenous and Exogenous Bacterial Cellulose[J]. Corrosion Science, 2022, 194: 256.
- [51] CEYHAN N. Evaluation of Enzymatic Removal of Cooling Water System Biofilm Using Its Own Producer Bacteria[J]. Asian Journal of Chemistry, 2013, 25(1): 251-256.
- [52] MACHUCA L L, JEFFREY R, MELCHERS R E. Microorganisms Associated with Corrosion of Structural Steel in Diverse Atmospheres[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2016, 114: 234-243.
- [53] YU Fei, ADDISON O, BAKER S J, et al. Lipopolysaccharide Inhibits or Accelerates Biomedical Titanium Corrosion Depending on Environmental Acidity[J]. International Journal of Oral Science, 2015, 7(3): 179-186.
- [54] MA Yan, ZHANG Yi-meng, ZHANG Rui-yong, et al. Microbiologically Influenced Corrosion of Marine Steels within the Interaction between Steel and Biofilms: A Brief View[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2020, 104(2): 515-525.
- [55] ALI L, BLUM H E, SAKINÇ T. Detection and Characterization of Bacterial Polysaccharides in Drug-Resistant Enterococci[J]. Glycoconjugate Journal, 2019, 36(5): 429-438.
- [56] YANG Da-zhang, LEI Yan-hua, XIE Jing, et al. The Microbial Corrosion Behaviour of Ni-P Plating by Sulfate-Reducing Bacteria Biofouling in Seawater[J]. Materials Technology, 2019, 34(8): 444-454.
- [57] SACHAN R, SINGH A K. Comparison of Microbial Influenced Corrosion in Presence of Iron Oxidizing Bacteria (Strains DASEWM1 and DASEWM2)[J]. Construction and Building Materials, 2020, 256: 119438.

- [58] ACUÑA N, ORTEGA-MORALES B O, VALADEZ-GONZÁLEZ A. Biofilm Colonization Dynamics and Its Influence on the Corrosion Resistance of Austenitic UNS S31603 Stainless Steel Exposed to Gulf of Mexico Seawater[J]. *Marine Biotechnology*, 2006, 8(1): 62-70.
- [59] GUO Zhang-wei, LIU Tao, CHENG Y F, et al. Adhesion of *Bacillus Subtilis* and *Pseudoalteromonas Lipolytica* to Steel in a Seawater Environment and Their Effects on Corrosion[J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2017, 157: 157-165.
- [60] WANG Ya-nan, ZHANG Rui-yong, DUAN Ji-zhou, et al. Extracellular Polymeric Substances and Biocorrosion/Biofouling: Recent Advances and Future Perspectives[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(10): 5566.
- [61] HASSAN R, ZAAFARANY I. Kinetics of Corrosion Inhibition of Aluminum in Acidic Media by Water-Soluble Natural Polymeric Pectates as Anionic Polyelectrolyte Inhibitors[J]. *Materials*, 2013, 6(6): 2436-2451.
- [62] POLI A, ANZELMO G, TOMMONARO G, et al. Production and Chemical Characterization of an Exopolysaccharide Synthesized by Psychrophilic Yeast Strain *Sporobolomyces Salmonicolor* AL₁ Isolated from Livingston Island, Antarctica[J]. *Folia Microbiologica*, 2010, 55(6): 576-581.
- [63] RUSINOVA-VIDEVA S, KAMBOUROVA M, ALIPI-EVA K, et al. Metabolic Profiling of Antarctic Yeasts by Proton Nuclear Magnetic Resonance-Based Spectroscopy[J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2019, 33(1): 12-19.
- [64] TOSHKOVA R, YOSSIFOVA L, GARDEVA E, et al. In Vitro Immunobiological Activity of an Antarctic *Streptomyces* Polysaccharide[J]. *Comptes Rendus De L Academie Bulgare Des Sciences*, 2010, 63: 1667-1674.
- [65] CHEN Hao, ZHENG Zhou, CHEN Peng, et al. Inhibitory Effect of Extracellular Polysaccharide EPS-II from *Pseudoalteromonas* on *Candida* Adhesion to Cornea *in Vitro* [J]. *Biomedical and Environmental Sciences*, 2012, 25(2): 210-215.
- [66] YANG Wei, XU Da-peng, WANG Jian-li, et al. Microstructure and Corrosion Resistance of Micro Arc Oxidation Plus Electrostatic Powder Spraying Composite Coating on Magnesium Alloy[J]. *Corrosion Science*, 2018, 136: 174-179.
- [67] YOUNES M, AGGETT P, et al. Re-Evaluation of Gellan Gum (E 418) as Food Additive[J]. *EFSA Journal*, 2018, 16(6): 659.
- [68] ANDERSON L A, ISLAM M A, PRATHER K L J. Synthetic Biology Strategies for Improving Microbial Synthesis of Green Biopolymers[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2018, 293(14): 5053-5061.
- [69] DE CAMARGO F B J, GASPAR L R, Patrícia Maria Berardo Gonçalves Maia Campos. Immediate and Long-Term Effects of Polysaccharides-Based Formulations on Human Skin[J]. *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences*, 2012, 48(3): 547-555.

责任编辑: 万长清

(上接第 64 页)

- [67] MA Chun-feng, XU Wen-tao, PAN Jian-sen, et al. Degradable Polymers for Marine Antibiofouling: Optimizing Structure to Improve Performance[J]. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 2016, 55(44): 11495-11501.
- [68] CHEN Shan-shan, MA Chun-feng, ZHANG Guang-zhao. Biodegradable Polymer as Controlled Release System of Organic Antifoulant to Prevent Marine Biofouling[J]. *Progress in Organic Coatings*, 2017, 104: 58-63.
- [69] 张祯华. 以聚氨酯为基质的柔性仿生减阻材料的制备及其减阻性能研究[D]. 广州: 华南理工大学, 2012.
- ZHANG Zhen-hua. The Preparation and the Drag-Reduction Properties of Compliant and Bionic Drag-Reduction Materials Using Polyurethane as a Matrix[D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2012.
- [70] BIXLER G D, BHUSHAN B. Shark Skin Inspired Low-Drag Microstructured Surfaces in Closed Channel Flow[J]. *Journal of Colloid and Interface Science*, 2013, 393: 384-396.
- [71] 王晨飞. 仿生超疏水沟槽减阻特性的 CFD 研究[D]. 大连: 大连理工大学, 2020.
- WANG Chen-fei. A CFD Study on Turbulence Drag Reduction with Superhydrophobic Riblets[D]. Dalian: Dalian University of Technology, 2020.
- [72] RONG Wan-ting, ZHANG Hai-feng, ZHANG Teng-jiao, et al. Drag Reduction Using Lubricant-Impregnated Anisotropic Slippery Surfaces Inspired by Bionic Fish Scale Surfaces Containing Micro-/Nanostructured Arrays[J]. *Advanced Engineering Materials*, 2021, 23(1): 2000821.
- [73] 张腾蛟. 基于激光加工的仿生超疏水表面及减阻技术研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2020.
- ZHANG Teng-jiao. Research on Bionic Superhydrophobic Surface and Drag Reduction Technology Based on Laser Processing[D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2020.

责任编辑: 万长清