

小麦赤霉病源呕吐毒素的合成、检测及防控

孙政玺, 江 宁, 李 韬*

(扬州大学农学院, 教育部植物功能基因组学重点实验室, 江苏省作物基因组学和分子育种重点实验室, 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏省作物遗传生理重点实验室, 扬州 225009)

摘 要: 赤霉病是主要由禾谷镰刀菌侵染小麦、大麦和其他小谷类作物而造成作物减产的世界性病害。小麦赤霉病发病需要高温和高湿的环境条件, 感染程度及发病范围主要由寄主自身的抗性决定, 对粮食产业以及人类健康的危害主要来源于籽粒中积累的呕吐毒素(deoxynivalenol, DON)。赤霉病需要多层次、全流程的防治, 而降低 DON 毒素的危害是防治赤霉病需要重点突破的环节。本文概述了 DON 的合成过程、致病机制、检测方法和脱毒策略, 并提出防治赤霉病的思路, 重点挖掘与 DON 毒素诱导、运输和转化相关的基因资源, 为通过生物育种途径培育 DON 低积累小麦品种、减少 DON 危害提供参考。

关键词: 小麦赤霉病; 呕吐毒素; 检测方法; 脱毒策略

Biosynthesis, detection, prevention and control of vomitoxin caused by *Fusarium* head blight in wheat

SUN Zheng-Xi, JIANG Ning, LI Tao*

(Key Laboratory of Plant Functional Genomics of the Ministry of Education, Jiangsu Key Laboratory of Crop Genomics and Molecular Breeding, Collaborative Innovation of Modern Crops and Food Crops in Jiangsu, Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, College of Agriculture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

ABSTRACT: *Fusarium* head blight caused primarily by *Fusarium graminearum* is a worldwide devastating disease of wheat, barley and other small grain cereals. *Fusarium* head blight incidence is mainly affected by high temperature and humidity, the degree of infection and the range of disease are mainly determined by the host's own resistance, and accumulation of deoxynivalenol (DON) caused by *Fusarium* head blight poses a threat to the food industry and human health. Therefore, the prevention and control of *Fusarium* head blight should be performed at multi-level and in the whole-process, and reducing the harm from DON toxin is the key step in the control of *Fusarium* head blight. This paper reviewed the biosynthesis of DON, its toxicity mechanism, detection and detoxification methods, proposed strategies for prevention and control of the disease, particularly emphasizing identification and utilization of the genes for DON induction, transportation and transformation in plants, with a hope for providing a reference for development of wheat varieties with low DON accumulation in edible parts through biological breeding approach.

KEY WORDS: *Fusarium* head blight; deoxynivalenol; detection method; detoxification strategy

基金项目: 江苏省自然科学基金青年基金项目(BK20220569)、江苏省重点研发计划现代农业重点项目(BE2022342)、江苏省农业科技自主创新资金项目(CX(22)2004)

Fund: Supported by the Youth Fund of Jiangsu Natural Science Foundation (BK20220569), the Jiangsu Key Project for the Research and Development (BE2022342), and the Jiangsu Agricultural Science and Technology Innovation Fund (CX(22)2004)

***通信作者:** 李韬, 博士, 教授, 主要研究方向为小麦抗病遗传及种质创新。E-mail: taoli@yzu.edu.cn

***Corresponding author:** LI Tao, Ph.D, Professor, College of Agriculture, Yangzhou University, No.48, Wenhui East Road, Yangzhou 225009, China. E-mail: taoli@yzu.edu.cn

0 引言

呕吐毒素, 学名脱氧雪腐镰刀烯醇(deoxynivalenol, DON), 属于单端孢霉烯族毒素, 主要由镰刀菌属产生, 由动物食用受 DON 污染的饲料后发生拒食、呕吐的现象而得名^[1-2]。DON 广泛分布在以小麦、玉米为主的谷物原料和饲料中, 化学性质稳定, 在粮食或饲料的储藏、运输和加工过程能稳定存在, 很容易进入人类的食物链, 威胁人类身体健康^[3-4]。小麦是世界性的主粮作物, 高产和优质是保证世界粮食安全的两大重要因素。在长江中下游麦区, 赤霉病是威胁小麦产量和品质的头号病害, 引起赤霉病的病原菌主要是禾谷镰刀菌。在小麦扬花以及籽粒发育过程中, 禾谷镰刀菌的分生孢子侵袭小麦穗部组织并造成小穗早枯以及籽粒中 DON 毒素的积累, 严重影响小麦的产量和品质。高温高湿的条件下有利于赤霉病的发病, 随着全球气候变暖, 赤霉病的发病频率和发病面积呈现逐年上升的趋势, 严重威胁全球的粮食安全。因此, 在准确、快速、

高效检测 DON 的基础上采取有效措施降低或者去除粮食和饲料中的 DON, 对于保障人和动物的健康具有重要意义。尽管科学研究和生产实践中探索出多种 DON 的检测和脱毒方法, 但是各有利弊, 因此本文系统阐述了小麦赤霉病来源 DON 的产生、检测以及脱毒策略, 并提出了选育 DON 低积累小麦品种的关键突破点, 以期从源头上降低赤霉病及 DON 对小麦产量以及食品安全的影响。

1 DON 毒素的产生

DON 由禾谷镰刀菌属合成和分泌, 属于萜烯类次生代谢产物。DON 的合成受到 15 个 *TRI* 基因编码的酶以及转录因子调控。这些 *TRI* 基因分布在 3 个不同的染色体位置上, 包括一个由 12 个基因构成的 *TRI* 基因簇、*TRI1-TRI6* 基因座以及单独位于一个染色体的 *TRI101*^[5]。这些基因中, *TRI5* 是 DON 合成的限速酶-萜烯合酶, 将法尼基焦磷酸转化成单端孢霉烯(图 1), 这是 DON 合成的第一步也是最关键一步^[6]。在细胞色素 P450 单氧酶 *TRI4* 的一系列羟基化

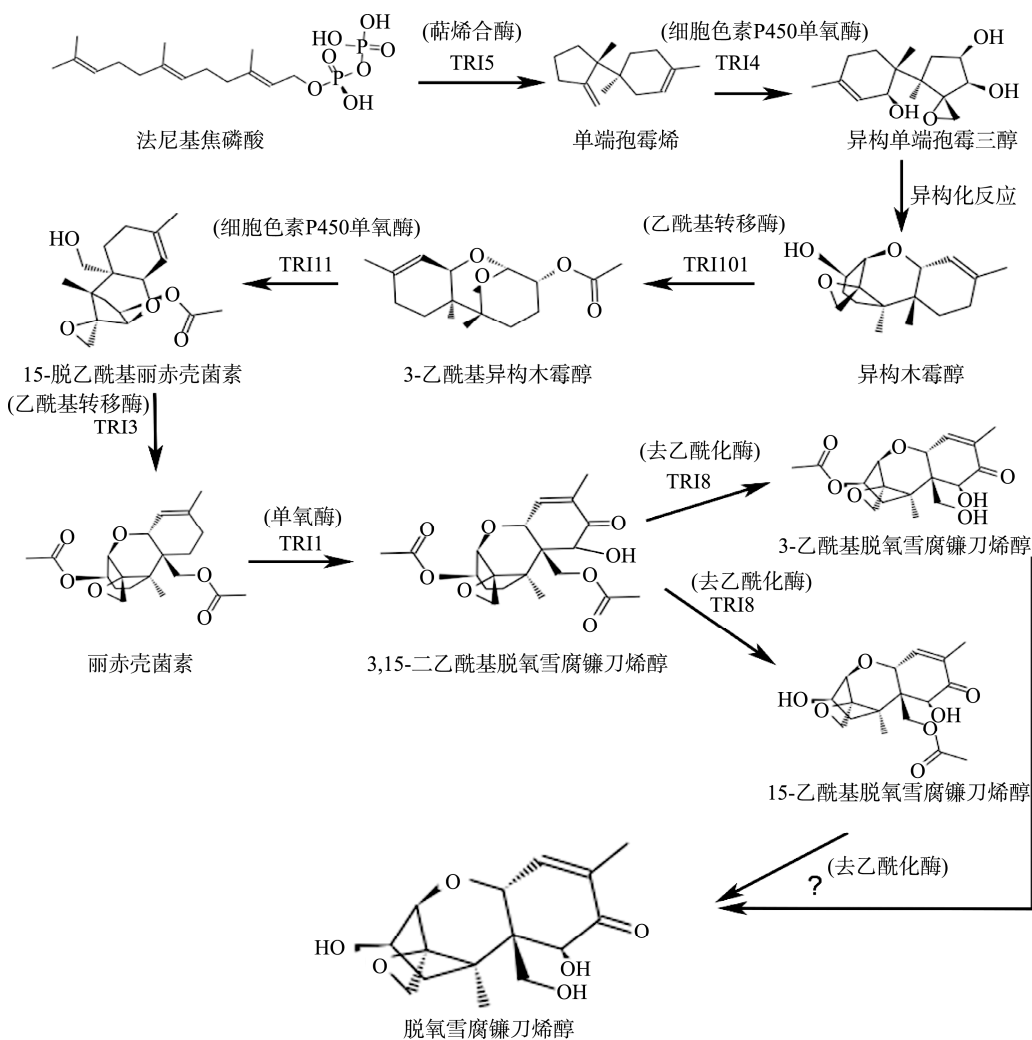


图 1 禾谷镰刀菌中 DON 的合成通路^[6-13]

Fig.1 Biosynthetic pathway of DON in *Fusarium graminearum*^[6-13]

和环氧化作用下单端孢霉烯变成异构单端孢霉三醇^[7-8]。异构单端孢霉三醇经过不依赖酶催化的两步异构化反应,形成异构木霉醇,随后在乙酰基转移酶 TRI101 的作用下 C3 位上的羟基被乙酰化,转化为 3-乙酰基异构木霉醇^[9],然后在另外一个细胞色素 P450 单氧酶 TRI11 的作用下 C15 位被羟甲基化,产生 15-脱乙酰丽赤壳菌素^[10]。15-脱乙酰丽赤壳菌素可被另外一个乙酰基转移酶 TRI3 将 C15 位羟基乙酰化后生成产物丽赤壳菌素^[11]。丽赤壳菌素的 C7 和 C8 被细胞色素 P450 单氧酶 TRI1 羟甲基化后形成 3,15-二乙酰基脱氧雪腐镰刀烯醇^[12],随后在去乙酰化酶 TRI8 的作用下形成 3-乙酰基脱氧雪腐镰刀烯醇(3-acetyl-DON, 3-ADON)或者 15-乙酰基脱氧雪腐镰刀烯醇(15-acetyl-DON, 15-ADON)^[13],随后二者再经过一步去乙酰化作用形成 DON,在去乙酰化过程中是由哪个去乙酰化酶发挥作用目前仍然未知。

在 DON 合成过程中 TRI6 和 TRI10 是两个转录因子,调控 TRI 基因的表达,影响 DON 合成的时空特性^[14-15]。DON 的合成除了受到内源性信号通路的调控之外,环境因素是调节 DON 合成的重要因素,尤其在赤霉菌感染小麦组织的过程中,目前已经报道的 DON 诱导因子包括碳源^[16-18]、氮源^[19]、光照^[20-21]、pH^[22-23]、H₂O₂^[24-25]和宿主植物产生的多胺以及酚酸^[26]等。研究发现蔗糖和葡萄糖都可以作为 DON 诱导的碳源,而且蔗糖比葡萄糖有更好的诱导 DON 的能力^[16,18];铵盐和谷氨酰胺是诱导 DON 合成的主要氮源^[19];光信号主要通过 VeIB/VeA/LaeA 复合体调控 DON 的合成^[20];在离体条件下酸性 pH 是诱导 DON 合成的关键因素^[23];在病原菌感染小麦过程中,小麦会产生大量的 H₂O₂ 以抵御赤霉菌,但是高浓度的 H₂O₂ 会诱导赤霉菌产生大量 DON^[24-25]。除此之外,小麦在响应病原菌感染而产生的多胺和酚酸也会增加禾谷镰刀菌 DON 的产生^[26]。DON 在禾谷镰刀菌体内合成之后主要由定位在细胞膜上的主要协同转运蛋白超家族(major facilitator superfamily, MFS)负责完成外泌,随后进入植物细胞内发挥功能,在 DON 外泌的过程中 TRI12 发挥转运 DON 的功能^[27-28],TRI12 属于 MFS 转运蛋白家族成员之一。

2 DON 毒素的致病机制

DON 从禾谷镰刀菌中被分泌出来之后进入植物细胞的过程目前还不清楚。由于 DON 会诱发动物疾病威胁人类健康,因此在 DON 进入细胞后对动物细胞的毒性机制得到了大量的关注,然而在禾谷镰刀菌的宿主植物中研究的相对较少。动物肠道是吸收营养物质的主要场所,但也是受 DON 毒素伤害最大的器官。DON 进入肠道后刺激肠壁黏膜,导致炎症和溃疡的发生,严重的会引起肠黏膜出血及坏死性肠炎,原因可能是 DON 破坏了动物肠道的形态结构^[29-32]。DON 在器官和组织水平的伤害主要还是由于其进入细胞后对细胞的毒性造成的,其 C12, 13-环氧基

团会导致细胞氧化应激反应,导致细胞凋亡和自噬^[33-34]。在亚细胞水平,线粒体、核糖体都是 DON 的攻击靶点,DON 可以结合到核糖体的肽酰基转移酶位点,导致蛋白翻译功能障碍^[35]。DON 对 DNA 也能造成严重的损伤,从而导致细胞程序性死亡^[36]。动物之所以在食用了被 DON 污染的谷物饲料后出现呕吐厌食现象主要由于 DON 的神经毒性。DON 能够穿过血脑屏障进入大脑组织,使大脑内部血清素含量升高,进而干扰脑干后区的调节功能,导致动物产生厌食和呕吐现象^[37]。除了肠道毒性、细胞毒性和神经毒性,DON 还有免疫毒性,免疫毒性也可以认为是一种特殊的细胞毒性,由于 DON 攻击的目标细胞是动物的 T、B 淋巴细胞,导致动物免疫功能下降^[38]。总而言之,DON 毒害作用的场所主要在细胞内,由 DON 造成的氧化胁迫是主要的毒害机制。

虽然植物没有和动物一样的神经系统、肠道系统以及免疫系统,但是 DON 对植物的细胞毒性机制和动物相似,至少对线粒体、核糖体这些动植物共有的细胞器造成的伤害机制,以及 DON 引起的活性氧毒性机制都是相似的。

3 DON 检测方法

粮食或饲料中 DON 的含量直接反映其被禾谷镰刀菌污染的程度,也是决定粮食和饲料能否进入市场的关键指标,因此在粮食和饲料销售过程中需要有高效、准确、快速的 DON 检测方法,这也是保证粮食安全的关键途径。目前 DON 的检测方法主要分为两大类:依赖色谱或质谱技术的检测方法和利用抗原抗体特异识别的免疫分析方法。依赖色谱或质谱技术的检测方法主要用于实验室分析,具有灵敏度高、准确度高、检测结果稳定性好等优点,包括超高效液相色谱-串联质谱法(ultra performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry, UPLC-MS/MS)^[39-41]、免疫亲和层析净化-高效液相色谱法(immunoaffinity columns-high performance liquid chromatography, IAC-HPLC)^[42-43]、气相色谱法(gas chromatography, GC)及气相色谱-质谱法(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)^[44-45]等,但是所涉及的仪器价格都比较昂贵,需要专业人员操作,样品的前处理流程相对复杂,需要先将籽粒磨成粉末,利用甲醇/乙腈等有机试剂提取,上机前样品要经过多次过滤清除杂质,气相色谱还需要对目标检测物进行衍生化,这些过程都不利于现场操作。在粮食收购入库期间,样品检测工作量大,时间紧迫,依赖大型仪器检测显然不能满足现实要求,为此,需要开发快速便捷的 DON 检测方法。快速检测 DON 的方法主要利用抗原抗体特异识别的免疫分析原理,常用的有酶联免疫吸附法(enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA)^[46-47]、胶体金免疫层析法(colloidal gold immunochromatography, CGICA)^[48-49]。基于这些原理开发

的试剂盒或试纸条被广泛使用,操作简单,样品不需要净化,对检测样品进行简单粉碎即可,只用水就可以提取DON、而且检测速度快,一般半个小时左右可完成。基于酶联免疫技术衍生的一些技术还包括化学发光免疫分析法(chemiluminescence immunoassay, CLIA)^[50-51]、荧光免疫层析法(fluorescence immunochromatography, FICA)^[52-53]等。在免疫层析技术的基础上开发了Charm ROSA快速检测仪,其基本原理仍然是免疫层析法,结合了便携的数据读取仪器,快速、简便、成本低,是目前国家粮食质量监督机构最常用的方法^[54]。但是基于酶联免疫的快速检测方法假阳性高,对高浓度的DON检测精确度反而不高,而且免疫反应容易受杂质干扰,因此具有明显的局限性。最近有研究者将纳米技术、免疫原理和电阻传感技术创新性地结合,开发了一种微通道电阻传感器(microchannel resistance sensor, MCRS),用于小麦中DON的高效检测^[55]。该技术的原理主要是将Fe₃O₄纳米磁颗粒和聚多巴胺(polydopamine, PDA)结合形成Fe₃O₄@PDA纳米磁富集前处理材料,用于分离DON,同时基于库尔特电阻原理,以聚苯乙烯微球为信号探针(偶联了DON的抗体),结合免疫反应改变微通道绝缘微球的状态引起电流的改变,实现前处理与MCRS免疫传感器的有机集成,可实现DON的一步化检测。该方法的检出限可低至431.7 pg/mL,比传统ELISA方法灵敏度高了约21倍,整个检测过程可以在30 min内完成,无需使用有机试剂进行DON的提取和洗脱,而且仪器成本低,操作简单,是理想的DON检测技术,但是目前传感器的稳定性有待改进,还处于实验阶段,尚未商业化生产。DON主要检测方法比较如表1。

4 DON毒素的防控和脱毒策略

对小麦中DON毒素的防控既要源头上控制赤霉病的暴发,还要对已经污染了DON的粮食进行脱毒处理。目前控制赤霉病的暴发主要还是以化学农药为主,常用的有戊唑醇、多菌灵、咪鲜胺、氰烯菌酯、氟唑菌酰胺等^[56],化学农药的使用见效快、成本低,是农民优先选择的方法,但是会造成环境污染以及粮食中农药残留。抗性育种是从根本上防治赤霉病的最佳途径,但是目前真正能够达到高抗赤霉病的品种很少^[57],因此大部分主栽品种仍然面临赤霉病的威胁以及毒素污染带来的粮食安全问题。对于已经遭受赤霉病侵染造成毒素污染的籽粒,需要利用多种方法进行降毒或者脱毒处理,以减少粮食损失。在DON脱毒处理过程中既要尽可能多地去除DON或减低DON的毒性,还要保证籽粒或者面粉的品质不显著改变。要实现对DON的脱毒,对DON的性质要有深入的了解,DON具有非常强的耐酸性和耐热性,低pH几乎不会影响DON的结构,温度只有超过120°C,持续0.5 h左右才能完全破坏其结构^[58]。根据DON的最终去向,脱毒的原理主要有彻底清除、吸附、降解和转化^[59],基于这些原理,人们在长期的生产实践中探索出以物理脱毒技术、化学脱毒技术和生物脱毒技术等来降低DON的含量或者毒性。不同的脱毒方法各有利弊,具体见表2,要根据生产实际所具备的条件进行选择。

4.1 DON毒素的物理脱毒法

用水清洗小麦、晾干后再进行面粉加工,是古人留给我们清除粮食毒素最简单有效的方法。毒素的含量从籽粒

表1 DON主要检测方法比较
Table 1 Comparisons of the main detection methods of DON

检测方法	优点	缺点	参考文献
UPLC-MS/MS	灵敏度高、检出限低(检出限在0.3~60 μg/kg)、结果准确,可检测DON及其衍生物	前处理方法复杂、仪器价格昂贵,一般配置价格大于100万元,高配置价格可达200~300万元	[39-41]
IAC-HPLC	回收率高、检测结果稳定性好,仪器价格适中	操作过程复杂,仅能检测DON	[42-43]
GC/GC-MS	高分离能力和强定性能力,除了能检测DON之外,还能检测DON的另外两种形态:3-keto-DON、3-epi-DON	需要对检测样品进行衍生化处理	[44-45]
ELISA	检测成本低、高灵敏度、快速(约1 h)、可检测低含量的DON及T-2毒素	假阳性高	[46-47]
CGICA	快速(约30 min)、操作简便、成本低	胶体金免疫抗体制备有难度	[48-49]
CLIA	高灵敏性、高特异性	需要对DON进行衍生化处理	[50-51]
FICA	灵敏、准确、快速、高通量、低成本,有多种荧光标记物可供选择,可实现多组分的同步检测	特异性荧光标记抗体制备难度较大、荧光染料激发光谱和发射光谱容易互相干扰	[52-53]
微通道电阻均相免疫传感法	灵敏:检出限为431.7 pg/mL 环保:无需有机试剂 快速:30 min 无复杂的分离和洗涤过程,仪器构造简单,成本低	传感器的稳定性有待提高,尚未大规模商业化	[55]

表 2 DON 的脱毒方法
Table 2 Detoxification methods of DON

方法	原理	优点	缺点	参考文献
清洗处理	DON 的水溶性	方法简单、成本低, 环保	毒素清除能力弱、种子过水容易发芽	[60]
超声波处理	未知	环保、易操作、反应条件温和、速度快	需要大型超声仪以及处理环境	[61]
蒸汽处理	高温改变 DON 的分子结构	环保、安全、干燥速度快、可同时灭菌	影响小麦品质	[62]
紫外辐照处理	紫外照射产生臭氧的氧化作用	易操作、成本低、灭菌降毒可同时进行	受辐照时间和距离的影响	[63]
吸附剂处理	对 DON 的吸附作用	低成本、吸附容量大	处理后籽粒清洁麻烦	[64]
碱处理	高 pH 条件下 DON 不稳定	DON 降解更彻底	处理后有残留以及影响粮食品质	[65]
磷化铝熏蒸法	未知	成本低、可同时消灭害虫	有残留	[66-67]
臭氧降解	臭氧的强氧化性	无毒、无残留 成本低	施用量控制不当会造成面粉和蛋白质性质的变化以及外观品质改变	[68-71]
真菌和细菌吸附	吸附作用与细胞壁的结构和共价键的形成有关	反应条件温和且不破坏基质中的营养成分构成	引入的微生物是否会产生其他毒素尚未可知	[72-74]
真菌和细菌降解	降解主要是细菌产生的蛋白酶对 DON 发挥氧化或者异构化作用	高效性和特异性、对粮食损害少	引入的微生物是否会产生其他毒素尚未可知	[75-77]
动物脱毒	肠道微生物的作用, 使 DON 发生去环氧反应	降解模式与人类体内降解更接近, 应用潜力大	需要分离肠道微生物, 降解能力有限	[78-80]
植物脱毒	小麦自身表达的蛋白酶或者其他植物来源的蛋白酶对 DON 糖基化、去环氧化、吸附或者氧化、硫化作用	小麦内源性脱毒, 利于分子设计育种	尚无	[81-86]
DON 脱毒制剂	脱毒酶的酶解作用	具有多种毒素降解功能, 可缓解 DON 对动物脏器的伤害	需要厌氧条件, 安全性评价有待完善	[87-88]

表皮到内部依次减少, 因此, 大部分毒素存在于麸皮, 且 DON 毒素易溶于水, 所以清洗后毒素含量会降低, 但降低幅度有限, 最多降低 15% 左右^[60]。近几年, 有研究发现超声波处理可以降低小麦 DON 毒素, 降解幅度能达到约 40%^[61], 但是这种方法尚未得到推广应用, 仅限于实验室研究, 超声降毒的原理尚不清楚。高温蒸汽是通过利用高温破坏 DON 分子结构的脱毒方法, 环保、安全, 处理后的种子干燥快, 可同时灭菌, 脱毒效果能够达到 79.8%, 是比较理想的方法, 但是长时间高温会导致小麦的品质下降, 实际生产上很难被消费者接受^[62]。紫外光辐照是常用的物理杀菌方法, 可造成微生物细胞内核酸分子键的破坏达到杀菌的效果, 有研究者也将该方法应用于 DON 毒素降解中, 发现良好的降解 DON 的效果, 但是其降解机制不清楚, 推测可能是紫外照射产生的臭氧对 DON 的氧化作用^[63]。除此之外, 生产上还利用黏土作为吸附剂吸附籽粒表面的毒素, 达到降低 DON 含量的目的^[64]。

4.2 DON 毒素的化学脱毒法

相对于物理脱毒, 化学脱毒对 DON 毒素的清除更为彻底, 主要通过化学试剂与 DON 毒素发生化学反应使得

DON 的化学结构发生变化, 进而削弱 DON 的毒性。早期有人利用碱法脱毒, 其原理主要是 DON 在碱性环境下不稳定, DON 的化学结构容易被破坏。常用的碱有 Na_2CO_3 、 NaHCO_3 以及 NaHSO_3 ^[65], 化学降毒的最大弊端是化学残留造成的粮食品质的变化。磷化铝熏蒸是粮食储藏过程中常用的杀虫方法^[66], 有研究发现用此方法也可以降低小麦中 DON 毒素的含量^[67], 具体的原理还不明确, 该方法最大的缺点是会造成磷化铝残留, 有违绿色储粮的要求, 熏蒸时间长或者浓度过大带来的副作用较大。比磷化铝更环保的方法是臭氧降解 DON 的方法。臭氧脱毒的基本原理是利用臭氧的强氧化性, 可以对 DON 的双键进行破坏, 生成毒性较低的物质, 臭氧最大的优势在于不会有残留, 能够自动分解成氧气^[70], 但是臭氧处理的浓度过大或者时间过长都会造成面粉和蛋白质性质的变化以及外观品质的变化^[68-69,71]。化学脱毒虽然见效快, 对毒素清理更彻底, 但是化学药剂残留又会给粮食带来新的安全风险。

4.3 DON 毒素的生物脱毒法

生物脱毒相比较物理和化学脱毒, 条件更加温和环保。生物脱毒按照作用方式和产物不同分为生物吸附和生

物转化, 主要的生物材料又有微生物、植物和动物^[89]。微生物菌体吸附作用条件温和且不破坏反应基质中的营养成分, 常用的吸附微生物既有真菌又有细菌, 真菌主要是酵母菌, 如深红酵母(*Rhodotorula rubra*)、美极梅奇酵母(*Metschnikowsa pulcherrima*)、粘红酵母(*Rhodotorula glutinis*)、发酵地霉酵母(*Geotrichum fermentan*)和酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)等^[72], 细菌主要是乳杆菌^[73]和乳酸菌^[74], 吸附作用与细胞壁的结构和共价键的形成有关。DON 的毒性基团为 C3 位的羟基、C8 位的酮基、C12-13 位的环氧环和 C16 位的羟基, 因此针对 DON 的生物解毒包括氧化、乙酰化、糖基化、异构化、硫化和水合^[90], 这些转化主要在生物酶的催化下使其变成毒性小甚至无毒的形态, 与 DON 转化相关的酶来自于微生物或者植物自身, 这也是开发生物脱毒技术的主要原理。已发现能降解 DON 的真菌有如哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)、粉红粘帚霉(*Clonostachys rosea*)和粪生粪壳菌(*Sordaria fimicola*)等, 这些真菌主要是植物的内生菌, 研究发现与这些真菌共培养后, 赤霉菌的生长被显著抑制, DON(包括 3-ADON 和 15-ADON)的含量也显著减少^[75]。原核细菌主要包括一些芽孢杆菌^[76-77], 其具体的降解机制仍然不清楚。除此之外, 一些分离自动物肠道的微生物对 DON 也具有较好的脱毒能力^[78-79], 包括人类肠道微生物也可以部分降解 DON, 这些微生物能够在厌氧的条件下对 DON 的 C12, 13 位进行脱环氧化, 生成低毒的脱氧化 DON (deepoxy-deoxynivalenol, DOM-1)^[80], 这些动物通过肠道微生物脱毒的方法也可以认为是动物的脱毒作用。微生物脱毒机制的研究主要采用离体培养的方式进行, 在小麦活体穗部组织的研究很少, 一些真菌会被作为生防菌使用, 但不能排除这些生防菌也会产生对人体有害的物质随粮食进入食物链。因此, 最安全的是利用小麦自身的解毒机制, 降低 DON 毒素的含量或者改变 DON 的结构以达到脱毒的效果。有研究发现小麦尿苷二磷酸-糖基转移酶(uridine diphosphate-glycosyltransferase, UGT)能够将 DON 糖基化为 DON-3-葡萄糖苷(DON-3-Glucoside, D3G)^[81], 降低 DON 的毒性; 谷胱甘肽-S-转移酶可以对 DON 进行去环氧化修饰, 降低 DON 毒性从而提高小麦赤霉病的抗性^[82]; 通过分子对接模拟发现, 小麦漆酶家族部分成员能够吸附或者氧化 DON 以达到防御 DON 渗透和降低毒性的目的^[83]; 小麦也可以通过硫化作用, 将 DON 转化为 DON-15 硫酸盐或者 DON-3 硫酸盐, 这两种产物的毒性远远小于 DON 甚至无毒^[84]。除此之外, 还有研究者从米糠、豆粕、蘑菇中提取到可降解 DON 的过氧化物酶^[85-87]。氧化酶的作用主要对 DON 的 C3 位羟基氧化生成低毒的 3-酮基-DON (3-keto-DON), 进一步转化为 3-异构-DON (3-*epi*-DON)^[88]。利用小麦自身的解毒基因是根本上抑制毒素进入食物链的方法, 但是截至目前可利用的基因依旧很少。

由于单一微生物脱毒产生的脱毒酶脱毒位点单一, 效果不理想, DON 脱毒制剂的使用近年来越来越受到关注。研究者们开发了针对 DON 的脱毒剂, 主要包括含有螯合成分的化学试剂、膨润土、藻类、酶类和真菌提取物^[86-87], 通过安全性评估发现, 部分脱毒剂能够缓解由 DON 引起的肠道损伤^[87], 还可以减轻由 DON 造成的肝损伤, 改善葡萄糖水平^[88]。利用脱毒剂对 DON 进行脱毒的方法目前仍然处于实验阶段, 而且脱毒效果与预期不一致, 尚缺乏可靠的安全性评价。探索安全、高效的 DON 降解方法一直是粮食领域的重要方向, 由于大田环境的复杂性, 很难避免 DON 污染粮食, 物理方法降解效率不高, 化学方法容易导致化学残留, 生物法及脱毒制剂因其反应条件温和、无污染, 理论上可以从源头降低毒素进入食物链的风险, 但成本高、技术不成熟、安全性评价体系不完善, 极大地限制了生物脱毒的应用。

5 结束语

DON 的合成路径已基本清楚, 对于靶向精准防控提供了理论基础。依据生产实践和科学研究的不同需要开发相应的 DON 检测方法, 但 DON 的检测技术仍然有很大的提升空间, 随着科技的进步, DON 的检测方法会更加省时、便利、精准, 开发的检测仪器的性价比应更高。DON 的脱毒方法无论从物理、化学还是生物的角度, 目前都有局限性, 所依赖的脱毒机制并不完全清楚, 脱毒产物的毒性评价有待加强。赤霉病的病原菌无生理小种分化, 但确有致病力和致毒力的差异, 其致病机制也不同于活体营养型的真菌和细菌病害, 无传统意义上的效应因子, DON 作为一种次生代谢物在禾谷镰刀菌入侵的过程却必不可少。已有的研究表明: 敲除 *TR15* 基因, 阻断 DON 的合成, 禾谷镰刀菌入侵小麦穗部组织的进程就会减慢, 即使入侵成功也很难扩展。由此说明, 如果能够有效的控制住 DON 的毒性, 就可以大幅度地降低赤霉病的危害。比较各类降毒方式可以发现, 生物育种是最环保, 也是最有可能从根本上消除 DON 威胁的方法。因此, 如何选育出低 DON 含量的优良品种是关键。目前 DON 含量的检测方法只能检测到特定时空的总含量, 无法反映 DON 形成过程的变化, 但是影响 DON 含量的因素贯穿 DON 的诱导、合成、转运、积累、衍生化和降解全过程, 在这些过程中都可以开展相应的基因克隆、功能和机制解析工作。未来围绕以下几个关键的节点开展研究, 预期可以取得创新性和实用性成果, 有利于从源头上降低赤霉病及其呕吐毒素对小麦产量以及食品安全的影响: 首先, 明确小麦中 DON 的诱导物并进行清除或者降低含量, 是从源头上控制毒素产生的主要途径; 其次, 开发 DON 合成的生物阻断剂, 靶向抑制 DON 合成通路关键蛋白酶或者关键基因的表达, 降低 DON 的含量, 是减少 DON 积累的精准方式; 再次, 明确 DON 进入植物

细胞的方式, 通过小麦组织结构的改良, 或者 DON 运输载体的分子设计, 阻碍 DON 进入植物细胞, 是保持植物细胞具有持续抵抗病原菌入侵的有效手段; 最后, 增强植物的活性氧清除能力, 是缓解 DON 毒害的重要措施, 可增强植物抵抗病原菌入侵及扩展。籽粒收获以后再辅助以物理以及生物的技术手段, 在保证品质安全和环境友好的前提下, 降低进入人类食物链的 DON 含量。

参考文献

- [1] YU YH, HSIAO FS, PROSKURA WS, *et al.* An impact of deoxynivalenol produced by *Fusarium graminearum* on broiler chickens [J]. *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl)*, 2018, 102(4): 1012–1019.
- [2] WU W, BATES MA, BURSIAJ SJ, *et al.* Peptide YY3-36 and 5-hydroxytryptamine mediate emesis induction by trichothecene deoxynivalenol (vomitoxin) [J]. *Toxicol Sci*, 2013, 133(1): 186–195.
- [3] PAYROS D, DOBRINDT U, MARTIN P, *et al.* The food contaminant deoxynivalenol exacerbates the genotoxicity of gut microbiota [J]. *mBio*, 2017, 8(2): e00007–e00017.
- [4] SOBROVA P, ADAM V, VASATKOVA A, *et al.* Deoxynivalenol and its toxicity [J]. *Interdiscip Toxicol*, 2010, 3(3): 94–99.
- [5] ALEXANDER NJ, PROCTOR RH, MCCORMICK SP. Genes, gene clusters, and biosynthesis of trichothecenes and fumonisins in *Fusarium* [J]. *Toxin Rev*, 2009, 28(2–3): 198–215.
- [6] HOHN TM, BEREMAND PD. Isolation and nucleotide sequence of a sesquiterpene cyclase gene from the trichothecene-producing fungus *Fusarium sporotrichioides* [J]. *Gene*, 1989, 79(1): 131–138.
- [7] MCCORMICK SP, ALEXANDER NJ, PROCTOR RH. *Fusarium Tri4* encodes a multifunctional oxygenase required for trichothecene biosynthesis [J]. *Can J Microbiol*, 2006, 52(7): 636–642.
- [8] TOKAI T, KOSHINO H, TAKAHASHI-ANDO N, *et al.* *Fusarium Tri4* encodes a key multifunctional cytochrome P450 monooxygenase for four consecutive oxygenation steps in trichothecene biosynthesis [J]. *Biochem Bioph Res Comm*, 2007, 353(2): 412–417.
- [9] MCCORMICK SP, ALEXANDER NJ, TRAPP SE, *et al.* Disruption of *TRI101*, the gene encoding trichothecene 3-O-acetyltransferase, from *Fusarium sporotrichioides* [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, 65(12): 5252–5256.
- [10] ALEXANDER NJ, HOHN TM, MCCORMICK SP. The *TR111* gene of *Fusarium sporotrichioides* encodes a cytochrome P-450 monooxygenase required for C-15 hydroxylation in trichothecene biosynthesis [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1998, 64(1): 221–225.
- [11] MCCORMICK SP, HOHN TM, DESJARDINS AE. Isolation and characterization of *Tri3*, a gene encoding 15-O-acetyltransferase from *Fusarium sporotrichioides* [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1996, 62(2): 353–359.
- [12] BROWN DW, PROCTOR RH, DYER RB, *et al.* Characterization of a *Fusarium* 2-gene cluster involved in trichothecene C-8 modification [J]. *J Agric Food Chem*, 2003, 51(27): 7936–7944.
- [13] MCCORMICK SP, ALEXANDER NJ. *Fusarium Tri8* encodes a trichothecene C-3 esterase [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2002, 68(6): 2959–2964.
- [14] SEONG KY, PASQUALI M, ZHOU X, *et al.* Global gene regulation by *Fusarium* transcription factors *Tri6* and *Tri10* reveals adaptations for toxin biosynthesis [J]. *Mol Microbiol*, 2009, 72(2): 354–367.
- [15] TAG AG, GARIFULLINA GF, PELOW AW, *et al.* A novel regulatory gene, *Tri10*, controls trichothecene toxin production and gene expression [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67(11): 5294–5302.
- [16] JIAO F, KAWAKAMI A, NAKAJIMA T. Effects of different carbon sources on trichothecene production and *Tri* gene expression by *Fusarium graminearum* in liquid culture [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2008, 285(2): 212–219.
- [17] RONNE H. Glucose repression in fungi [J]. *Trends Genet*, 1995, 11(1): 12–17.
- [18] ZHANG H, WOLF-HALL C. The effect of different carbon sources on phenotypic expression by *Fusarium graminearum* strains [J]. *Eur J Plant Pathol*, 2010, 127(1): 137–148.
- [19] TUDZYNSKI B. Nitrogen regulation of fungal secondary metabolism in fungi [J]. *Front Microbiol*, 2014, 5: 656.
- [20] BAYRAM O, KRAPPMANN S, NI M, *et al.* VelB/VeA/LaeA complex coordinates light signal with fungal development and secondary metabolism [J]. *Science*, 2008, 320(5882): 1504–1506.
- [21] KIM HK, LEE S, JO SM, *et al.* Functional roles of FgLaeA in controlling secondary metabolism, sexual development, and virulence in *Fusarium graminearum* [J]. *PLoS One*, 2013, 8(7): e68441.
- [22] GARDINER DM, OSBORNE S, KAZAN K, *et al.* Low pH regulates the production of deoxynivalenol by *Fusarium graminearum* [J]. *Microbiology (Reading)*, 2009, 155(Pt 9): 3149–3156.
- [23] MERHEJ J, BOUTIGNY AL, PINSON-GADAIS L, *et al.* Acidic pH as a determinant of *TRI* gene expression and trichothecene B biosynthesis in *Fusarium graminearum* [J]. *Food Addit Contam A*, 2010, 27(5): 710–717.
- [24] MENTGES M, BORMANN J. Real-time imaging of hydrogen peroxide dynamics in vegetative and pathogenic hyphae of *Fusarium graminearum* [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 14980.
- [25] PONTS N, PINSON-GADAIS L, BARREAU C, *et al.* Exogenous H₂O₂ and catalase treatments interfere with *Tri* genes expression in liquid cultures of *Fusarium graminearum* [J]. *FEBS Lett*, 2007, 581(3): 443–447.
- [26] BOLLINA V, KUSHALAPPA AC, CHOO TM, *et al.* Identification of metabolites related to mechanisms of resistance in barley against *Fusarium graminearum*, based on mass spectrometry [J]. *Plant Mol Biol*, 2011, 77(4–5): 355–370.
- [27] MENKE J, DONG Y, KISTLER HC. *Fusarium graminearum* Tri12p influences virulence to wheat and trichothecene accumulation [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2012, 25(11): 1408–1418.
- [28] ALEXANDER NJ, MCCORMICK SP, HOHN TM. TRI12, a trichothecene efflux pump from *Fusarium sporotrichioides*: Gene isolation and expression in yeast [J]. *Mol Gen Genet*, 1999, 261(6): 977–984.
- [29] 王晶晶, 罗静如, KOVALSKY POVALSKY, 等. 猪对 DON 的天然敏感

- 性[J]. 国外畜牧学(猪与禽), 2016, 36: 24–26.
- WANG JJ, LUO JR, KOVALSKY P, *et al.* Pigs and their natural sensitivity to DON [J]. *Anim Sci Abroad-Pigs Poultry*, 2016, 36: 24–26.
- [30] GHAREEB K, AWAD WA, ZEBELI Q, *et al.* Deoxynivalenol in chicken feed alters the vaccinal immune response and clinical biochemical serum parameters but not the intestinal and carcass characteristics [J]. *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl)*, 2016, 100(1): 53–60.
- [31] WU S, LIU Y, DUAN Y, *et al.* Intestinal toxicity of deoxynivalenol is limited by supplementation with *Lactobacillus plantarum* JM113 and consequentially altered gut microbiota in broiler chickens [J]. *J Anim Sci Biotechnol*, 2018, 9: 74.
- [32] GEREZ J, BUCK L, MARUTANI VH, *et al.* Low levels of chito-oligosaccharides are not effective in reducing deoxynivalenol toxicity in swine jejunal explants [J]. *Toxins (Basel)*, 2018, 10(7): 276.
- [33] JUAN-GARCIA A, JUAN C, TOLOSA J, *et al.* Effects of deoxynivalenol, 3-acetyl-deoxynivalenol and 15-acetyl-deoxynivalenol on parameters associated with oxidative stress in HepG2 cells [J]. *Mycotoxin Res*, 2019, 35(2): 197–205.
- [34] YANG W, YU M, FU J, *et al.* Deoxynivalenol induced oxidative stress and genotoxicity in human peripheral blood lymphocytes [J]. *Food Chem Toxicol*, 2014, 64: 383–396.
- [35] GARREAU DLN, PROKHOROVA I, HOLTKAMP W, *et al.* Structural basis for the inhibition of the eukaryotic ribosome [J]. *Nature*, 2014, 513(7519): 517–522.
- [36] HOU S, CHENG Y, WANG Z, *et al.* DON entry into the nucleus induces DNA damage, apoptosis and cycle arrest in GES-1 cells [Z]. 2022.
- [37] BONNET MS, ROUX J, MOUNIEN L, *et al.* Advances in deoxynivalenol toxicity mechanisms: The brain as a target [J]. *Toxins (Basel)*, 2012, 4(11): 1120–1138.
- [38] YOU L, ZHAO Y, KUCA K, *et al.* Hypoxia, oxidative stress, and immune evasion: A trinity of the trichothecenes T-2 toxin and deoxynivalenol (DON) [J]. *Arch Toxicol*, 2021, 95(6): 1899–1915.
- [39] 郑嘉, 王红旗, 刘继红, 等. 超高效液相色谱-串联质谱法检测小麦中19种真菌毒素[J]. *食品安全质量检测学报*, 2022, 13(16): 5382–5390.
- ZHENG J, WANG HQ, LIU JH, *et al.* Determination of 19 kinds of mycotoxins in wheat by ultra performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry [J]. *J Food Saf Qual*, 2022, 13(16): 5382–5390.
- [40] 吴琴燕, 赵飞, 杨红福, 等. 超高效液相色谱-串联质谱法检测麦粒中脱氧雪腐镰刀菌烯醇及其衍生物[J]. *分析实验室*, 2020, 39: 715–719.
- WU QY, ZHAO F, YANG HF, *et al.* Simultaneous determination of 5 deoxynivalenols in wheat grain by ultra-high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry [J]. *Chin J Anal Lab*, 2020, 39: 715–719.
- [41] SARTORI AV, DE-MORAES MHP, DOS-SANTOS RP, *et al.* Determination of mycotoxins in cereal-based porridge destined for infant consumption by ultra-high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry [J]. *Food Anal Method*, 2017, 10(12): 4049–4061.
- [42] 杨静, 李滑滑, 洪玲, 等. 关于小麦中呕吐毒素检测质量控制的评价[J]. *粮食与饲料工业*, 2021, (6): 64–67.
- YANG J, LI HH, HONG L, *et al.* Evaluate on quality control of detection of vomitoxin in wheat [J]. *Cere Feed Ind*, 2021, (6): 64–67.
- [43] 唐坤, 廖子龙, 陈帅, 等. 粮食中 DON-免疫亲和层析净化高效液相色谱法的回收率方法比较[J]. *粮食储藏*, 2017, 46(3): 33–37.
- TANG K, LIAO ZL, CHEN S, *et al.* Comparison of DON recovery rate determination by HPLC combined with immunoaffinity columns [J]. *Grain Stor*, 2017, 46(3): 33–37.
- [44] YUE YT, ZHANG XF, PAN J, *et al.* Determination of deoxynivalenol in medicinal herbs and related products by GC-ECD and confirmation by GC-MS [J]. *Chromatographia*, 2010, 71(5–6): 533–538.
- [45] TANG K, LIU H, LI XZ, *et al.* An efficient gas chromatography-mass spectrometry approach for the simultaneous analysis of deoxynivalenol and its bacterial metabolites 3-keto-DON and 3-epi-DON [J]. *J Food Protect*, 2018, 81(2): 233–239.
- [46] HAN L, LI YT, JIANG JQ *et al.* Development of a direct competitive ELISA kit for detecting deoxynivalenol contamination in wheat [J]. *Molecules*, 2019, 25(1): 50.
- [47] 李华, 祭芳, 徐剑宏, 等. 赤霉毒素脱氧雪腐镰刀菌烯醇(DON)酶联免疫检测方法研究[J]. *中国农业科学*, 2007, (4): 721–726.
- LI H, JI F, XU JH, *et al.* Enzyme-linked immunosorbent-assay for deoxynivalenol (DON) [J]. *Sci Agric Sin*, 2007, (4): 721–726.
- [48] 栾振祥. 小麦中脱氧雪腐镰刀菌烯醇的液相色谱检测与胶体金试纸法分析比较[J]. *现代食品*, 2018, (19): 149–151.
- LUAN ZX. Comparison between the determination of deoxynivalenol in wheat and the analysis of colloidal gold paper by liquid chromatography [J]. *Mod Food*, 2018, (19): 149–151.
- [49] HUANG ZB, XU Y, LI LS, *et al.* Development of an immunochromatographic strip test for the rapid simultaneous detection of deoxynivalenol and zearalenone in wheat and maize [J]. *Food Control*, 2012, 28(1): 7–12.
- [50] NOLAN P, AUER S, SPEHAR A, *et al.* Current trends in rapid tests for mycotoxins [J]. *Food Addit Contam A*, 2019, 36(5): 800–814.
- [51] 王毅谦, 陈君义, 龙云凤, 等. 粮谷中呕吐毒素管式化学发光免疫分析法的研究与应用[J]. *食品工业科技*, 2017, 38(3): 295–298.
- WANG YQ, CHEN JY, LONG YF, *et al.* Investigation and application of a tubular chemiluminescence immunoassay on detection of deoxynivalenol [J]. *Sci Technol Food Ind*, 2017, 38(3): 295–298.
- [52] 张少波, 邓常继, 张海涛, 等. 时间分辨荧光免疫层析法同时定量检测粮食中玉米赤霉烯酮和呕吐毒素[J]. *粮食科技与经济*, 2022, 47(1): 80–84.
- ZHANG SB, DENG CJ, ZHANG HT, *et al.* Applicability evaluation of time-resolved fluoro-immunoassay quantitative detection system for ZEN and DON in grain [J]. *Food Sci Technol Econ*, 2022, 47(1): 80–84.
- [53] 莫紫梅, 袁光蔚, 王海波, 等. 同位素稀释液相色谱-串联质谱法和量子点荧光免疫层析法快速测定谷物中呕吐毒素的比较研究[J]. *粮食与饲料工业*, 2022, (4): 62–67.
- MO ZM, YUAN GW, WANG HB *et al.* Comparative study on isotope dilution high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry and quantum dot fluorescence immunochromatography for rapid determination

- of vomitoxin in cereals [J]. *Cere Feed Ind*, 2022, (4): 62–67.
- [54] 陈明伟, 王岩, 张永君, 等. 粮食中真菌毒素和快速定量检测方法的探讨[J]. *粮食与食品工业*, 2020, 27(4): 69–71.
CHEN MW, WANG Y, ZHANG YJ, *et al.* Discussion on the method of rapid and quantitative detection of mycotoxins cereal [J]. *Cere Food Ind*, 2020, 27(4): 69–71.
- [55] PENG XW, DONG YZ, FENG N, *et al.* Detection of deoxynivalenol in wheat samples using one-step microchannel resistance immunosensor based on Fe₃O₄@polydopamine-antibody-mediated multifunctional carrier [J]. *SSRN Electron J*, 2022. DOI: 10.2139/ssrn.4132276
- [56] 董吉卫, 黄敏, 宋浩. 小麦赤霉病防治药剂研究进展[J]. *现代农药*, 2022, 21(1): 23–29.
DONG JW, HUANG M, SONG H. Research progress of fungicides for fusarium head blight [J]. *Mod Agrochem*, 2022, 21(1): 23–29.
- [57] 胡文静, 高德荣, 江伟, 等. 黄淮麦区 71 个小麦品种的赤霉病抗性与基因型分析[J]. *麦类作物学报*, 2021, 41(12): 1479–1486.
HU WJ, GAO DR, JIANG W, *et al.* Analysis of resistance to fusarium head blight and genotype in 71 cultivars in Huang-huai river wheat zone [J]. *J Trit Crop*, 2021, 41(12): 1479–1486.
- [58] 常敬华, 栾雨婷, 周安群, 等. 脱氧雪腐镰刀菌烯醇的物理和化学脱毒方法研究进展[J]. *粮食与饲料工业*, 2017, (11): 21–27.
CHANG JH, LUAN YT, ZHOU ANQ, *et al.* Progress of deoxynivalenol detoxification by physical and chemical methods [J]. *Cere Feed Ind*, 2017, (11): 21–27.
- [59] 蔡硕, 王周利, 岳田利, 等. 谷物及其制品中脱氧雪腐镰刀菌烯醇控制的研究进展[J]. *食品安全质量检测学报*, 2021, 12(4): 1267–1275.
CAI S, WANG ZL, YUE TL, *et al.* Research progress of deoxynivalenol control in cereals and their products [J]. *J Food Saf Qual*, 2021, 12(4): 1267–1275.
- [60] ABBAS HK, MIROCHA CJ, PAWLOSKY RJ, *et al.* Effect of cleaning, milling, and baking on deoxynivalenol in wheat [J]. *Appl Environ Microb*, 1985, 50(2): 482–486.
- [61] 杨龙, 杨玉玲, 关二旗, 等. 超声波处理对脱氧雪腐镰刀菌烯醇(DON)的降解效果研究[J]. *中国粮油学报*, 2020, 35(6): 114–119.
YANG L, YANG YL, GUAN ERQ, *et al.* Degradation effect of ultrasonic treatment on deoxynivalenol (DON) [J]. *J Chin Cereal Oil Ass*, 2020, 35(6): 114–119.
- [62] 刘远晓, 关二旗, 卞科, 等. 过热蒸汽处理对赤霉病小麦中 DON 的降解效果[J]. *河南工业大学学报(自然科学版)*, 2016, 37(5): 57–63.
LIU YX, GUAN ERQ, BIAN K, *et al.* The degradation effect of superheated steam treatment on deoxynivalenol in scabbed wheat [J]. *J Henan Univ Technol (Nat Sci Ed)*, 2016, 37(5): 57–63.
- [63] 邹忠义, 黄斐, 李洪军. 紫外光辐照对脱氧雪腐镰刀菌烯醇和 T-2 毒素的去除作用[J]. *食品科学*, 2015, 36(19): 7–11.
ZOU ZY, HUANG F, LI HJ. Removal of deoxynivalenol and T-2 toxin by ultraviolet irradiation [J]. *Food Sci*, 2015, 36(19): 7–11.
- [64] 张学勤, 李富强. 霉菌毒素吸附剂的选择和应用[J]. *中国家禽*, 2007, (24): 47–48.
ZHANG XQ, LI FQ. Selection and application of mycotoxin adsorbent [J]. *China Poul*, 2007, (24): 47–48.
- [65] JOUANY JP. Methods for preventing, decontaminating and minimizing the toxicity of mycotoxins in feeds [J]. *Anim Feed Sci Technol*, 2007, 137(3–4): 342–362.
- [66] 刘少波. 浅析影响磷化铝熏蒸杀虫效果的原因及解决的对策[J]. *粮食流通技术*, 2014, (2): 31–33.
LIU SB. Reason analysis of effect of aluminium phosphide fumigation effect and countermeasures [J]. *Grain Distrib Technol*, 2014, (2): 31–33.
- [67] 马义东, 王倩, 艾鹏飞, 等. 磷化铝熏蒸对小麦呕吐毒素含量的影响[J]. *粮油仓储科技通讯*, 2022, 38(1): 59–60.
MA YD, WANG Q, AI PF, *et al.* Effect of aluminum phosphide fumigation on the content of vomitoxin in wheat [J]. *Grain Oil Storage Technol News*, 2022, 38(1): 59–60.
- [68] 李心悦, 严雷雷, 万忠民, 等. 臭氧降解小麦中呕吐毒素的工艺优化[J]. *粮食科技与经济*, 2022, 47(4): 69–73.
LI XY, YAN LL, WAN ZM, *et al.* Optimization of ozone degradation process for vomiting toxin in wheat [J]. *Food Sci Technol Econ*, 2022, 47(4): 69–73.
- [69] SANTOS-ALEXANDRE AP, VELA-PAREDES RS, SANTOS AS, *et al.* Ozone treatment to reduce deoxynivalenol (DON) and zearalenone (ZEN) contamination in wheat bran and its impact on nutritional quality [J]. *Food Addit Contam A*, 2018, 35(6): 1189–1199.
- [70] 王莉, 罗颖鹏, 罗小虎, 等. 臭氧降解污染小麦中呕吐毒素的效果及降解产物推测[J]. *食品科学*, 2016, 37(18): 164–170.
WANG L, LUO YP, LUO XH, *et al.* Efficacy of deoxynivalenol detoxification by ozone treatment in wheat and prediction of degradation products [J]. *Food Sci*, 2016, 37(18): 164–170.
- [71] VIOLLEAU F, PERNOT AG, SUREL O. Effect of oxygreen® wheat ozonation process on bread dough quality and protein solubility [J]. *J Cere Sci*, 2012, 55(3): 392–396.
- [72] CHLEBICZ A, SLIZEWSKA K. *In vitro* detoxification of aflatoxin B(1), deoxynivalenol, fumonisins, T-2 toxin and zearalenone by probiotic bacteria from genus *Lactobacillus* and *Saccharomyces cerevisiae* yeast [J]. *Prob Antimicr Proteins*, 2020, 12(1): 289–301.
- [73] LIU Y, CHANG J, WANG P, *et al.* Effects of *Saccharomyces cerevisiae* on alleviating cytotoxicity of porcine jejunal epithelia cells induced by deoxynivalenol [J]. *AMB Express*, 2019, 9(1): 137.
- [74] NIDERKORN V, BOUDRA H, MORGAVI DP. Binding of *Fusarium* mycotoxins by fermentative bacteria *in vitro* [J]. *J Appl Microbiol*, 2006, 101(4): 849–856.
- [75] ABDALLAH MF, DE-BOEVRE M, LANDSCHOOT S, *et al.* Fungal endophytes control *Fusarium graminearum* and reduce trichothecenes and zearalenone in maize [J]. *Toxins (Basel)*, 2018, 10(12): 493.
- [76] 曹坤, 管明, 陈康, 等. 一株拮抗禾谷镰刀菌和降解呕吐毒素解淀粉芽孢杆菌的筛选及在饲料贮存中的应用[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(8): 179–183, 190.
CAO K, GUAN M, CHEN K, *et al.* Screening of an antagonistic *Fusarium graminearum* and deoxygenation *Bacillus amyloliquefaciens* strain and its application in feed storage [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2019, 47(8): 179–183,

- 190.
- [77] 余祖华, 丁轲, 刘赛宝, 等. 一株降解呕吐毒素蜡样芽孢杆菌的筛选与鉴定[J]. 食品科学, 2016, 37(5): 121–125.
- YU ZH, DING K, LIU SB, *et al.* Screening and identification of a *Bacillus cereus* strain able to degrade deoxynivalenol [J]. Food Sci, 2016, 37(5): 121–125.
- [78] GAO X, MU P, WEN J, *et al.* Detoxification of trichothecene mycotoxins by a novel bacterium, *Eggerthella* sp. DII-9 [J]. Food Chem Toxicol, 2018, 112: 310–319.
- [79] GAO X, MU P, ZHU X, *et al.* Dual function of a novel bacterium, *Slackia* sp. D-G6: Detoxifying deoxynivalenol and producing the natural estrogen analogue, Equol [J]. Toxins (Basel), 2020, 12(2): 85.
- [80] GRATZ SW, DUNCAN G, RICHARDSON AJ. The human fecal microbiota metabolizes deoxynivalenol and deoxynivalenol-3-glucoside and may be responsible for urinary deoxy-deoxynivalenol [J]. Appl Environ Microbiol, 2013, 79(6): 1821–1825.
- [81] POPPENBERGER B, BERTHILLER F, LUCYSHYN D, *et al.* Detoxification of the *Fusarium* mycotoxin deoxynivalenol by a UDP- glucosyltransferase from *Arabidopsis thaliana* [J]. J Biol Chem, 2003, 278(48): 47905–47914.
- [82] WANG H, SUN S, GE W, *et al.* Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat [J]. Science, 2020, 368(6493): eaba5435.
- [83] SUN Z, ZHOU Y, HU Y, *et al.* Identification of wheat LACCASEs in response to *Fusarium graminearum* as potential deoxynivalenol trappers [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 832800.
- [84] WARTH B, FRUHMANN P, WIESENBERGER G, *et al.* Deoxynivalenol-sulfates: Identification and quantification of novel conjugated (masked) mycotoxins in wheat [J]. Anal Bioanal Chem, 2015, 407(4): 1033–1039.
- [85] TSO KH, LUMSANGKUL C, JU JC, *et al.* The potential of peroxidases extracted from the spent mushroom (*Flammulina velutipes*) substrate significantly degrade mycotoxin deoxynivalenol [J]. Toxins (Basel), 2021, 13(1): 72.
- [86] HE WJ, SHI MM, YANG P, *et al.* A quinone-dependent dehydrogenase and two NADPH-dependent aldo/keto reductases detoxify deoxynivalenol in wheat via epimerization in a *Devosia* strain [J]. Food Chem, 2020, 321: 126703.
- [87] MWANIKI AW, BUIS QR, TROTT D, *et al.* Comparative efficacy of commercially available deoxynivalenol detoxifying feed additives on growth performance, total tract digestibility of components, and physiological responses in nursery pigs fed diets formulated with naturally contaminated corn [J]. Transl Anim Sci, 2021, 5(2): 1–13.
- [88] HOLANDA DM, KIM SW. Investigation of the efficacy of mycotoxin-detoxifying additive on health and growth of newly-weaned pigs under deoxynivalenol challenges [J]. Anim Biosci, 2021, 34(3): 405–416.
- [89] 李凯琳, 余佃贞, 刘娜, 等. 呕吐毒素生物脱毒研究进展[J]. 中国食品卫生杂志, 2022, 5: 1–11.
- LI KL, YU DZ, LIU N, *et al.* Recent progress on biological detoxification of vomitoxin [J]. Chin J Food Hyg, 2022, 5: 1–11.
- [90] GUO HY, JI J, WANG JS, *et al.* Deoxynivalenol: Masked forms, fate during food processing, and potential biological remedies [J]. Compr Rev Food Sci Food Saf, 2020, 19(2): 895–926.

(责任编辑: 韩晓红 于梦娇)

作者简介



孙政玺, 博士, 讲师, 主要研究方向为小麦赤霉病抗性遗传。

E-mail: zhengxisun@yzu.edu.cn



李 韬, 博士, 教授, 主要研究方向为小麦抗病遗传及种质创新。

E-mail: taoli@yzu.edu.cn