

镰孢菌毒素的主要类型及其收获前后的生物防控方法

李欢[#], 梁晓艳[#], 张君, 郭维^{*}

(中国农业科学院农产品加工研究所, 北京 100193)

摘要: 镰孢菌毒素是镰孢菌属真菌产生的多种有毒性的次级代谢产物的总称, 在自然界中分布极为广泛, 是常见的污染粮食和饲料的真菌毒素种类, 严重威胁人畜健康。近年来镰孢菌毒素污染粮食和饲料的问题日益严重, 已成为普遍关注的食品安全和饲料安全热点问题之一。由于农产品收获后的物理、化学脱毒方法存在着脱毒不彻底、营养成分流失以及化学试剂残留对人畜健康的不确定性等问题, 以生物技术为基础的综合防控镰孢菌及其毒素危害的方法成为了近年来的研究热点之一。本文将重点介绍镰孢菌毒素的主要类型及其对动植物的危害, 阐述农产品收获前后生物防治镰孢菌及其毒素危害的方法, 并探讨各种防控方法的优缺点以及未来可能的研究方向, 以期对镰孢菌毒素综合防控策略的制定提供参考。

关键词: 镰孢菌; 真菌毒素; 生物防控

Main types of *Fusarium* toxins and their biocontrol control methods from preharvest to postharvest

LI Huan[#], LIANG Xiao-Yan[#], ZHANG Jun, GUO Wei^{*}

(Institute of Food Science and Technology, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

ABSTRACT: *Fusarium* toxins are a general term for various toxic secondary metabolites produced by fungi of *Fusarium* genus and widely distributed in nature. They are common types of mycotoxins those contaminate food and feed, posing a serious threat to human and livestock health. In recent years, the contamination of food and feed by *Fusarium* toxins has become increasingly serious, and has become one of the hot issues of food safety and feed safety. Due to the problems of incomplete detoxification, loss of nutrients and uncertainty of chemical reagent residues on the health of people and livestock in the physical and chemical detoxification methods of agricultural products after harvest, the comprehensive prevention and control of *Fusarium* and its toxin harm based on biotechnology has become one of the hot spots in recent years. This paper focused on the main types of *Fusarium*

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2017YFC1600903、2016YFD040015)、中国农业科学院科技创新工程院所重点任务 (CAAS-ASTIP-2020-IFST-03)

Fund: Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC1600903, 2016YFD040015), and Key Tasks of Scientific and Technological Innovation Engineering Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2020-IFST-03)

[#]李欢、梁晓艳为共同第一作者。

[#]LI Huan and LIANG Xiao-Yan are co-first authors.

***通信作者:** 郭维, 博士, 研究员, 主要研究方向为植物健康与食品安全、真菌毒素合成调控机制与防控技术开发、微生物资源开发与利用。E-mail: guowei01@caas.cn

***Corresponding author:** GUO Wei, Ph.D, Professor, Institute of Food Science and Technology, Chinese Academy of Agricultural Sciences, No.2, Yuanmingyuan West Road, Haidian District, Beijing 100193, China. E-mail: guowei01@caas.cn

toxins and their harm to animals and plants, elaborated the methods of biological control of *Fusarium* and its toxin harm from preharvest to postharvest of agricultural products, and discussed the advantages and disadvantages of various prevention and control methods and the possible research direction in the future, in order to provide reference for the formulation of comprehensive prevention and control strategy of *Fusarium* toxins.

KEY WORDS: *Fusarium*; mycotoxins; biological control and prevention

0 引言

镰孢菌属(*Fusarium*)真菌是重要的植物病原真菌之一,引起小麦赤霉病和玉米穗腐病在内的多种禾谷类粮食作物的病害,对世界粮食生产构成严重威胁^[1]。与小麦赤霉病相关的镰孢菌多达十几种,但该病害主要由禾谷镰孢菌(*Fusarium graminearum*)和梨孢镰孢菌(*F. poae*)引起;而亚洲镰孢菌(*F. asiaticum*)、燕麦镰刀菌(*F. avenaceum*)、禾秆镰孢菌(*F. culmorum*)、拟枝孢镰刀菌(*F. sporotrichioides*)和 *F. langsethiae* 也是引起小麦赤霉病的重要病原菌^[2]。玉米穗腐病主要由拟轮枝镰孢菌(*F. verticillioides*)引起,而层出镰刀菌(*F. proliferatum*)和亚粘团镰孢(*F. subglutinans*)也是引起该病害的重要镰孢菌^[3]。在温暖潮湿地区,镰孢菌病害发病严重时可导致小麦和玉米等粮食作物的产量损失达 50%以上,由于其遗传多样性,寄主范围广,相关病害防治困难,据估计全球每年由于镰孢菌病害造成粮食减产的经济损失多达数十亿美元^[4-5]。

此外镰孢菌属真菌还会产生镰孢菌毒素,它不仅与植物病害的发生有关,还会对农产品造成污染,影响粮饲安全^[6]。镰孢菌毒素污染严重,毒性较大的主要有单端孢霉烯族毒素(trichothecenes)、玉米赤霉烯酮(zearalenone, ZEA)和伏马菌素(fumonisin)等。单端孢霉烯族毒素具有较强的急性毒性,例如脱氧雪腐镰刀菌烯醇(deoxynivalenol, DON)可以引起呕吐、腹泻和昏迷等症状,同时对皮肤具有刺激毒性^[7]。而玉米赤霉烯酮及其代谢物具有很强的雌激素活性,可引起以猪为代表的家畜的生殖系统相关疾病^[8]。同时玉米赤霉烯酮还具有肝毒性、血液毒性、免疫毒性和遗传毒性^[9]。伏马菌素 B₁(fumonisin B₁, FB₁)可干扰动物髓鞘合成并引起马脑白质软化症,具有肝、肾毒性和致癌性等^[10]。

由于镰孢菌毒素对热稳定,不能通过烹饪使其失活,因此解决镰孢菌毒素污染问题的关键在于对田间病害的控制和霉变发生后的分类分级以及相关的脱毒处理等^[11]。对于镰孢菌田间病害的控制目前主要是依靠农业措施、化学农药和生物技术(培育抗病品种和生物防治)等^[12]。由于农业措施防治效果难以保证,而且受限于地域和自然环境条件;而化学农药的过度使用会引发农残超标在内的安全问题和环境风险;霉变后物理或化学方法的脱毒处理可能会导致原料的营养流失和品质损失等^[13];因此以生物技术为基础的毒素防控措施一直是重要的研究方向之一,培育抗

病品种是防控病害最有效、最有前景的持久防治方法。而生物防治技术和应用植物源抗性代谢产物的防控措施更符合绿色环保的生态治理趋势和要求;同样收获后的生物脱毒方法也具有高效、专一、反应条件温和的特点。基于上述原因,本文将重点阐述镰孢菌毒素的主要类型及其对动植物的危害,介绍以生物技术为基础的防治镰孢菌及其毒素危害的方法,并探讨各种防治方法的优缺点以及未来的主要研究方向,以期能为镰孢菌毒素综合防控策略的制定提供参考。

1 镰孢菌毒素的主要类型

镰孢菌属真菌产生的有毒的次级代谢产物种类繁多,但是只有少数镰孢菌毒素与植物病害和威胁人畜健康相关^[14]。这些镰孢菌毒素主要有单端孢霉烯族毒素(trichothecenes)、伏马菌素(fumonisin)、玉米赤霉烯酮(zearalenone)、镰刀菌酸(fusaric acid)、镰刀菌素(fusarins)、串珠镰刀菌素(moniliformin)、白僵菌素(beauvericin)和恩镰孢菌素(enniatins)等^[14],镰孢菌毒素的主要类型及其产生的相关镰孢菌菌种具体见表 1,以下将主要介绍这些镰孢菌毒素的化学性质及其危害。

1.1 单端孢霉烯族毒素

单端孢霉烯族毒素(trichothecenes)是小麦、玉米等禾谷类粮食作物的重要的天然污染物,对粮食安全威胁严重。单端孢霉烯族毒素属于倍半萜类化合物,目前鉴定出的单端孢霉烯族毒素约有 200 多种,根据其 C8 位置取代基和其他位置官能团的不同分为 A、B、C、D 四大类型, A 类 C8 位置为羟基或酯, B 类 C8 位置为羰基, C 类 C7 与 C8 位或 C7 与 C9 位为环氧基, D 类在 C4 和 C15 之间形成带酯基的环^[15]。镰孢菌产生的 A 类单端孢霉烯族毒素主要包括二乙酰镰草镰刀菌烯醇(diacetoxyscirpenol, DAS)、HT-2 毒素和 T-2 毒素。产生 A 类单端孢霉烯族毒素的镰孢菌主要有 *F. sporotrichioides*、*F. langsethiae*、*F. acuminatum*、*F. culmorum*、*F. graminearum*、*F. poae* 和 *F. equiseti*^[16-18]。常见的 B 类单端孢霉烯族毒素主要有脱氧雪腐镰刀菌烯醇、雪腐镰刀菌烯醇(nivalenol, NIV)以及它们的乙酰化衍生物新茄病镰刀菌烯醇(neosolaniol)。产生 B 类单端孢霉烯族毒素的镰孢菌主要有 *F. culmorum*、*F. graminearum*、*F. cerealis*、*F. poae* 和 *F. equiseti*^[19]。镰孢菌产生的 C 类和 D 类单端孢霉烯族毒素则相对较少。单端孢霉烯族毒素可以

通过多种不同的机制来抑制真核生物中的蛋白质合成,如干扰肽基转移酶结合 60S 核糖体亚基,抑制多肽链的延伸和终止。已有研究表明单端孢霉烯族毒素会引起牲畜的生长迟缓、生殖障碍、免疫系统受抑制、呕吐、出血、腹泻甚至死亡等在内的各种慢性和急性症状^[20-22]。同样,大多数单端孢霉烯族毒素对植物也有毒性作用,会造成植物种子发芽减少,胚芽鞘、根和芽的发育不良,甚至引起植株萎焉和坏死等症^[23]。

1.2 伏马菌素

伏马菌素(fumonisin)是由 18~20 个碳组成的直链双酯化合物,主要分为 A、B、C 和 P 四种类型,其中 fumonisin B₁(图 1)、fumonisin B₂ 和 fumonisin B₃ 最为常见^[24]。产生伏马菌素的镰孢菌主要有 *F. verticillioide*s、*F. proliferatum* 和 *F. subglutinans*^[25]。伏马菌素对动物和人都具有毒性和致癌作用。该毒素还能对动物的质膜造成损伤,这可能是由有毒的鞘脂中间体的积累而引起的。这些中间体影响鞘氨醇的生物合成,抑制神经酰胺合酶的活性,从而破坏细胞信号传导及其功能^[26]。同样伏马菌素对植物也有毒性,可以抑制植物芽和根的生长并且引起植物萎焉、黄化和坏死等症。有研究表明经伏马菌素浸泡过的玉米种子,其胚根伸长长度与对照相比缩短 75% 左右。谷物种子被产生 FB₁ 的真菌感染后,胚乳发生降解并且淀粉粒周围的蛋白质基质减少^[27]。

1.3 玉米赤霉烯酮

玉米赤霉烯酮(zearalenone)是一种酚的二羟基苯酸的內酯化合物(图 1),主要由产生 B 类单端孢霉烯族毒素的镰孢菌产生,所以它们经常与 DON 和 NIV 一起被检测到。玉米赤霉烯酮可以污染多种常见谷物,如大麦、高粱、燕麦、小麦、小米和水稻等^[28]。玉米赤霉烯酮和相关化合物对动物急性毒性较低,但是它的雌激素活性很高,能引起人畜的生殖系统疾病^[29]。在植物中,玉米赤霉烯酮类毒素可引起红甜菜和玉米的电解质泄漏,阻止 H⁺ 外排,从而导致细胞酸化引起根系短小。还有研究报道玉米赤霉烯酮在玉米胚芽鞘中可以降低 ATP 酶的活性,改变质膜和液泡膜的通透性^[30]。

1.4 镰刀菌酸

镰刀菌酸(fusaric acid)的结构式为 5-丁基-2-吡啶甲酸(图 1),它对动物急性毒性较低,但是有研究表明它可以增强伏马菌素、玉米赤霉烯酮、脱氧雪腐镰刀菌烯醇和 T-2 毒素等其他镰孢菌毒素的活性^[31]。镰刀菌酸对植物毒性早有报道,它可以引起植物的枯萎症状。尽管镰刀菌酸在最初的侵染植物阶段毒性作用不显著,但是在随后的发病阶段却起着重要作用^[32]。镰刀菌酸可以增加活性氧(reactive oxygen species, ROS)水平,降低过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶等抗氧化酶的活性,可以在离体的番茄叶片中诱

导细胞死亡^[33]。此外,外施镰刀菌酸可降低叶绿素含量,增加番茄中蛋白水解酶活性,使光合速率和细胞代谢水平降低,破坏细胞结构从而导致植株枯萎^[34]。

1.5 镰刀菌素

镰刀菌素(fusarins)是一类具有聚酮类的骨架结构且 2-吡咯烷酮被其他基团取代的化合物(图 1)。产生镰刀菌素的镰孢菌有 *F. proliferatum*、*F. verticillioide*s、*F. fujikuroi*、*F. temperatum*、*F. musae*、*F. oxysporum*、*F. concentricum* 和 *F. andiyazi* 等^[35]。其中研究比较多的是镰刀菌素 C(图 1)。镰刀菌素 C 在常温下不稳定,难于检测^[36];但是镰刀菌素 C 已被证明在细胞培养条件下具有致突变性并能够破坏哺乳动物染色体,当以高剂量饲喂大鼠时,对其有急性毒性,镰刀菌素 C 也被认为与人类食道癌的发病有关^[11];但镰刀菌素对植物的毒性研究相关报道较少。

1.6 串珠镰刀菌素

串珠镰刀菌素(moniliformin)是污染谷物的重要真菌毒素之一,它是 3-羟基环丁-3-烯-1,2 二酮的钾盐或钠盐(图 1)。它是镰孢菌特有的代谢产物,产生串珠镰刀菌素的镰孢菌主要有 *F. tricinctum*、*F. avenaceum*、*F. subglutinans*、*F. proliferatum* 和 *F. verticillioide*s。串珠镰刀菌素对动物具有较强的毒性作用,甚至可以引起家禽和猪死亡,其毒理学作用包括抑制蛋白质合成、细胞毒性和染色体损伤等^[37]。串珠镰刀菌素对植物的毒性比 T-2 毒素和伏马菌素低。有研究发现串珠镰刀菌素可能通过降低光合效率来抑制植物生长和叶片发育,减少小麦幼苗的数量^[38-39]。

1.7 白僵菌素和恩镰孢菌素

白僵菌素(enniatins)和恩镰孢菌素(beauvericin)是一类环状六肽化合物(图 1),可以由多种镰孢菌产生。白僵菌素和恩镰孢菌素对啮齿动物和实验性哺乳动物的急性毒性较低,家禽对它们的敏感性也较低。白僵菌素和恩镰孢菌素主要影响家禽的胃肠道免疫力和类固醇生成^[40]。白僵菌素可以诱发核小体 DNA 片段化,并通过线粒体途径使细胞凋亡^[41]。有关白僵菌素和恩镰孢菌素对植物的毒性报道较少,MALLEBRERA 等^[42]研究发现恩镰孢菌素可以降低番茄细胞中的抗坏血酸含量并破坏抗坏血酸生成系统而导致原生质体死亡。

2 收获前镰孢菌病害的生物防控方法

田间镰孢菌病害的发展和毒素的积累水平主要取决于环境条件、种植制度和品种的抗性等^[43]。收获前减少田间镰孢菌的初侵染源,降低病害的发生从而减少镰孢菌毒素的产生可以有效降低后续毒素降解和清除的成本和难度。目前防控镰孢菌病害的生物防控方法主要有选育和种植抗病品种、生物防治以及应用植物源代谢产物进行防控等。

表 1 镰孢菌毒素的主要类型及其产生的相关镰孢菌菌种
Table 1 Main fusarium toxins and their producing strains

毒素名称	菌种	分类
T-2 毒素/HT-2 毒素	<i>F. sporotrichioides</i> 、 <i>F. langsethiae</i> 、 <i>F. acuminatum</i> 、 <i>F. poae</i>	倍半萜
二乙酰镰草镰刀菌烯醇	<i>F. langsethiae</i> 、 <i>F. sporotrichioides</i> 、 <i>F. culmorum</i> 、 <i>F. graminearum</i> 、 <i>F. poae</i> 、 <i>F. equiseti</i>	倍半萜
脱氧雪腐镰刀菌烯醇	<i>F. culmorum</i> 、 <i>F. graminearum</i>	倍半萜
雪腐镰刀菌烯醇	<i>F. graminearum</i> 、 <i>F. culmorum</i> 、 <i>F. poae</i> 、 <i>F. cerealis</i> 、 <i>F. equiseti</i>	倍半萜
伏马菌素	<i>F. verticillioides</i> 、 <i>F. proliferatum</i> 、 <i>F. subglutinans</i>	聚酮
玉米赤霉烯酮	<i>F. graminearum</i> 、 <i>F. culmorum</i> 、 <i>F. equiseti</i> 、 <i>F. cerealis</i>	大环内酯
镰刀菌酸	<i>F. avenaceum</i> 、 <i>F. verticillioides</i> 、 <i>F. graminearum</i> 、 <i>F. culmorum</i> 、 <i>F. sporotrichioides</i>	聚酮
镰刀菌素	<i>F. proliferatum</i> 、 <i>F. verticillioides</i> 、 <i>F. fujikuroi</i> 、 <i>F. temperatum</i> <i>F. musae</i> 、 <i>F. oxysporum</i> 、 <i>F. concentricum</i> 、 <i>F. andiyazi</i>	聚酮
串珠镰刀菌素	<i>F. tricinctum</i> 、 <i>F. avenaceum</i> 、 <i>F. subglutinans</i> 、 <i>F. proliferatum</i> 、 <i>F. verticillioides</i>	环丁烷
白僵菌素	<i>F. sporotrichioides</i> 、 <i>F. langsethiae</i> 、 <i>F. poae</i> 、 <i>F. proliferatum</i> 、 <i>F. subglutinans</i> 、 <i>F. avenaceum</i>	环状六肽
恩镰孢菌素	<i>F. tricinctum</i> 、 <i>F. poae</i> 、 <i>F. avenaceum</i>	环状六肽

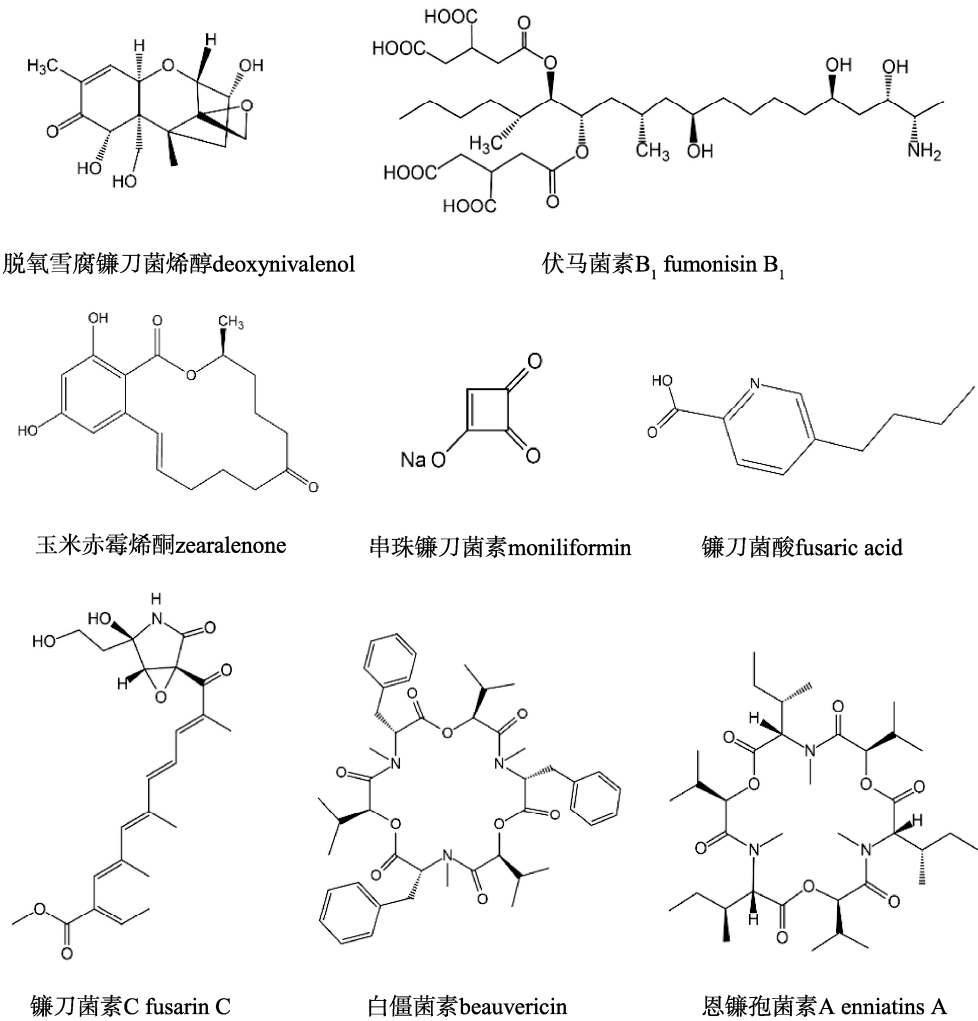


图 1 主要镰孢菌毒素的结构式
Fig.1 Structural formula of main *Fusarium* toxins

2.1 选育和种植抗病品种

选育和种植抗病品种被认为是防控植物病害最经济、最持久的方法,但是现今大多数小麦品种对镰孢菌抗性为感病或中度感病,没有商业化的抗病品种^[44]。小麦对赤霉病(fusarium head blight, FHB)的抗性主要分为5种类型,类型I为抗侵染,类型II抗扩展,类型III抗毒素积累,类型IV是降低籽粒病率,类型V为减少产量损失或耐病性^[45]。到目前为止,已从各种小麦基因型中鉴定到250多个与抗病相关的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTLs);其中从苏麦3号克隆到的小麦抗赤霉病的主效基因 *Fhb1* 对多种镰孢菌都有很好的抗性。该基因为富含组氨酸的钙离子结合蛋白(histidine-rich calcium-binding protein, HRC),将 *Fhb1* 基因转入到硬粒小麦(*Triticum durum*)中,显著提高了其对FHB的抗性^[46]。另外,最近研究发现来自长穗偃麦草的抗赤霉病基因 *Fhb7*,对毒素具有广谱的解毒功能,而且对小麦产量性状均没有产生明显的负面影响^[47]。

除了传统育种技术以外,利用转基因技术对农作物进行基因改造来获得抗病种质资源也是控制镰孢菌病害及其毒素危害的有效措施之一。2015年LI等^[48]将大麦UDP-糖基转移酶 *HvUGT13248* 基因转入小麦,它可以抑制禾谷镰孢菌在小麦穗中传播,并且能快速的通过共轭作用将DON转换为D3G。还有研究表明在烟草中转基因表达酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的 *PDR5* 基因或者 *F.sporotrichioides* 的 *TRI101* 基因,可以显著增强烟草对4,15-diacetoxyscirpenol(DAS)的耐受性。DAS在一定浓度下可以阻碍植物芽和根的形态发生,并抑制叶绿素的合成。而转基因烟草由于降低了DAS浓度,烟草幼苗能够产生叶绿素从而降低了毒素的毒性^[49]。DON可以与真核生物的核糖体60S亚基的 *Rpl3* 基因结合,从而抑制寄主的蛋白翻译;而在烟草中转基因表达突变的水稻 *Rpl3* 基因(258位残基由色氨酸突变为半胱氨酸)可以赋予转基因烟草对DON的抗性^[50]。

此外在作物中通过RNA干扰(RNA interference, RNAi)技术将靶标基因沉默而控制相关镰孢菌病害的方法也成为近年来的研究热点之一^[51];其中寄主诱导基因沉默(host induced gene silencing, HIGS)是将病原菌致病的关键基因在寄主植物中表达,从而在病原菌侵染过程中干扰病原菌中相关致病关键基因的表达而达到降低病害发生程度的目的^[52]。在小麦中靶向沉默禾谷镰孢菌的细胞色素P-450羊毛固醇14- α 脱甲基酶(cytochrome P450 lanosterol 14 α -demethylase, CYP51)和几丁质合成酶3b(chitin synthase 3b, CHS3b)的植株在温室和田间都能显著增强对禾谷镰孢菌的抗性、降低DON的积累^[53]。

2.2 生物防治

生物防治是通过微生物或其代谢产物在不影响目标生物的前提下有效地防控有害生物危害的方法,其防治原理主要包括寄生、抗生、竞争和诱导植物抗性等^[54]。一些拮抗微生物可以寄生在病原菌上,吸收病原菌的营养并影响其生长发育。另外,一些拮抗微生物还可以通过分泌代谢产物如几丁质酶和壳聚糖酶等来破坏病原菌的细胞壁^[55]。其中木霉菌是较早用于生物防治研究的寄生菌,其应用范围广泛,防治效果较好。2010年FERRE等^[56]研究发现哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)可以寄生在镰孢菌 *F. culmorum* 上,并且能够分泌几丁质酶、葡聚糖酶和蛋白酶来裂解 *F. culmorum* 的细胞壁。PELLAN等^[57]筛选到的防治镰孢菌病害的木霉菌 *T. asperellum* 对 *F. graminearum* 和 *F. verticillioides* 的菌丝生长和毒素积累都有着较为明显的抑制效果。另外,粘帚霉(clonostachys)在生物防治方面的应用也比较广泛,对灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*),核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)以及 *F. culmorum* 防治效果较好^[58]。除了寄生作用外,寄生菌也存在营养以及生态位点等在内的竞争作用,用于生物防治的木霉菌也可以检测到抗生素,粘帚霉还能诱导寄主植物产生系统抗性^[59]。

拮抗作用是指拮抗微生物产生有毒的次级代谢产物抑制病原菌的生长和代谢。对镰孢菌具有拮抗作用的主要是一些生防细菌,包括芽孢杆菌(*Bacillus*)、乳杆菌(*Lactobacillus*)、荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)和链霉菌(*Streptomyces*)等^[60]。而产生的有毒代谢产物主要包括抗生素、细菌素、酶和一些挥发性化合物。一种生防微生物可以产生多种抗生物质,例如荧光假单胞菌可以产生对禾顶囊壳小麦变种(*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*)和根串珠霉菌(*Thielaviopsis basicola*)有拮抗作用的嗜铁素、吩嗪和2,4-二乙酰基间苯三酚^[61]。芽孢杆菌可以产生脂肽类化合物芬芥素(fengycin)和伊枯草菌素(iturin)对 *F. graminearum* 有明显抑制作用^[62]。解淀粉芽孢杆菌菌株AS43.3有9个编码次级代谢产物的基因簇与抑制 *F. graminearum* 有关,包括5种非核糖体肽(芬芥素、吩嗪、伊枯草菌素、杆菌溶素、杆菌毒素),3个编码聚酮化合物合酶(bacillaene、difficidin和macrolactin)的基因簇,以及编码非核糖体多肽(plantazolicin)的合成基因簇^[63]。因此拮抗微生物产生的效果可能是多种代谢产物共同发挥作用的结果。

竞争作用主要是指拮抗微生物与病原菌争夺相同需求的生态位点和营养物质。关于微量元素的竞争是拮抗微生物抑制大多数病原菌生长和减轻病害的主要原因,许多根际或叶栖酵母可以与镰孢菌竞争微量元素^[64]。例如,铁元素是多数生物必须的营养元素,但同时也是环境中的受限元素,大多数生防细菌会合成铁载体来竞争获取铁元

素^[65]。因此,拮抗微生物关于铁元素的争夺不仅为其提供竞争优势,而且还限制了禾谷镰孢菌的生长和传播。

诱导植物抗性作用是指拮抗微生物能够诱发植物自身产生抗病性从而增强植物对病原微生物抗性的作用。早在 1961 年 Ross 就发现最初感染了弱毒的烟草花叶病毒的烟草,再感染强毒株后的症状与对照相比明显减弱^[66]。这种诱导抗性始于植物对微生物的识别,其信号传递是由水杨酸、茉莉酸、乙烯和脱落酸等植物激素介导的^[67]。因此,利用植物的诱导抗性来防治植物病害具有重要作用。目前仅有 *P. fluorescens* 菌株 CHA0 和 *L. enzymogenes* 菌株 C3 在植物上产生的诱导抗性能够抑制 *F. graminearum* 生长发育的报道^[68-69],但其分子机制仍需要进一步研究。

2.3 植物源代谢产物

当病原菌入侵植物时,植物同样会产生多种次级代谢产物,这些次级代谢产物有的能杀死病原菌,有的能抑制毒素的产生并限制其扩散,还有的可以作为信号传递分子激活抗病反应^[70]。根据次级代谢产物合成方式的不同可以将其大致分为 3 大类,即黄酮类和酚酸类化合物、萜类化合物、含氮生物碱和含硫化合物。通常具有抗氧化性的苯丙烷和萜类化合物对抵御植物病原菌具有重要作用^[71];而具有抗氧化性的酚酸类物质,例如咖啡酸、芥子酸、阿魏酸、绿原酸、p-香豆酸能够有效抑制谷物中 B 类单端孢霉烯族毒素的产生^[72]。

研究发现在培养基中添加苯甲酸、肉桂酸能够降低镰孢菌 *F. langsethiae* 和 *F. sporotrichioides* 中 T-2 毒素和 HT-2 毒素的生物合成量^[73];而半致死剂量的 α 生育酚(α -tocopherol)也能够阻断伏马菌素的产生;同时寄主植物合成的阿魏酸可以抑制 *TRI5*、*TRI6* 和 *TRI12* 基因的转录;上述研究表明具有抗氧化性的植物次级代谢产物可能是镰孢菌毒素的潜在抑制剂。除此之外,通过对能产生 trichothecenes 菌株和不产生 trichothecenes 菌株的代谢组学比较发现,只有接种了能产生 trichothecenes 菌株的大麦才会产生肉桂酸、芥子醇、二羟基亚油酸、二氢槲皮素、十七碳三烯酸和柚皮苷等植物次级代谢产物^[74]。除了酚酸类化合物,苯并恶唑酮类化合物也可以抑制毒素的生成。它是一类广泛存在于禾本科植物中的吡啶类植物次级代谢产物,约有 20 多种苯并恶唑酮类化合物与抵抗生物胁迫有关。有报道小麦中的苯并恶唑酮类化合物 DIMBOA-Glc(2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one- β -d-glucopyranose)、 α 生育酚以及类黄酮异荭草素能够抑制 DON 的积累^[75],因此这些物质也有望被开发成具有防控作用的生物制剂。

3 收获后生物脱毒方法

由于在谷类作物收获前很难做到对镰孢菌及其毒素

防控的万无一失,因此对相关农产品收获后脱毒也是一种极其重要的降低毒素污染水平、减少经济损失的有效方法。农产品收获后的生物脱毒方法主要是通过微生物和相关脱毒酶对毒素进行吸附或者将其转化为无毒或毒性较低的代谢产物。

3.1 微生物脱毒

有些微生物可以吸附真菌毒素或者直接将真菌毒素转化为无毒的或毒性较低的代谢产物^[76]。已有研究表明一些乳酸菌、丙酸菌、大肠杆菌能够吸附并结合真菌毒素^[77]。例如鼠李糖乳杆菌(*Lactobacillus rhamnosus*)可以吸附 ZEA 和其衍生物 α -玉米赤霉烯醇(α -ZOL)到其细胞壁上,但不会进入细胞内。乳杆菌菌株 *L. rhamnosus* GG 和 *L. rhamnosus* LC705 对 ZEA 和其衍生物 α -ZOL 吸附率能够达到 38%~46%,并且检测不到 ZEA 和其衍生物 α -ZOL 的降解产物^[78]。同样短杆菌属细菌也可以有效降低玉米赤霉烯酮的浓度^[79],有研究表明在 37 °C 和 pH 7.0 的条件下,地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*)CK1 菌株对 ZEA 的去除率超过 70%(5 μ g/mL);而在 pH 2.5~8.0,温度 4~42 °C 时,CK1 菌株对 ZEA 的去除率为 65%,但 CK1 对 ZEA 结合程度较强,对 CK1 细胞洗涤 5 次后,CK1 细胞仍保留了最初结合的至少 30% 的 ZEA^[80];这些结果表明 CK1 可以有效去除 ZEA,并具有作为饲料添加剂减少或消除真菌毒素的潜力。这些结果表明微生物结合真菌毒素的效果取决于菌株的差异以及使用的环境条件。

微生物也可以将真菌毒素转化为无毒的或毒性较低的代谢产物^[81]。ZEA 生物转化的可能途径主要涉及内酯环的水解、酮羰基的还原、羟基的修饰(即硫酸化和糖基化)以及碳-碳双键的还原^[82]。玉米赤霉烯酮可以被根霉菌和曲霉菌转化为 ZEA 的糖苷化合物或 ZEA 的硫酸盐^[83-84],它们对实验鼠的毒性比 ZEA 要低很多。ZEA 也可被微生物降解成脱羧化或羟基化的代谢产物。黑曲霉对 ZEA 磺化作用也可形成毒性较小的化合物^[85]。单端孢霉烯族毒素降解反应主要包括脱酰化和 C12、C13 位置的脱环氧化^[86]。T-2 毒素能够被短小杆菌 *Curtobacterium* spp.114-2 发生脱酰化降解为 HT-2,然后降解为 T-2 triol。T-2 triol 的毒性比 T-2 低 23 倍,比 HT-2 毒素低 13 倍^[87]。DON 也可以通过根瘤菌或农杆菌将 C3 位上的羟基氧化成酮^[88]。还有研究报道 4-Deoxynivalenol、NIV 和 Verucarol 可以被微生物完全转化为毒性较低的脱环氧的代谢物^[89]。从土壤中分离出的德沃氏菌 17-2-E 能够将 DON 转化为 3-epi-DON,其毒性比 DON 和 3-keto-DON 低^[86];而关于微生物对伏马菌素的转化和降解的报道较少。HE 等^[89]研究表明从玉米和储存饲料中分离出的微生物(革兰氏阳性细菌和酵母菌)能够抑制 *F. fujikuroi* 113F 的生长和降低伏马毒素的浓度,表明从植物中分离出产毒菌株的拮抗微生物可能是一种有效发掘真

菌毒素降解菌的方法。

3.2 生物酶降解

生物酶降解真菌毒素的方法结合了化学和生物的特点,它具有高效性和特异性,反应条件温和并且不会对生物体产生毒性。另外,生物酶与催化剂一样与真菌毒素反应并非按照化学计量比进行^[90]。粉红粘帚霉(*Clonostachys rosea*)中的玉米赤霉烯酮水解酶(zearalenone hydrolase, ZHD)可以通过打开 ZEA 分子的内酯环而使其降解,其反应机理较为清楚。ZHD 的同源物在细菌和真菌中都有分布,但它们对 ZEA 及其衍生物活性也不尽相同^[91];有研究将 ZHD 位点进行突变来提高对 ZEA 及其衍生物的降解活性^[92]。除此之外,也有报道来自不动杆菌(*Acinetobacter* sp)的过氧化物酶,大麦中的糖基转移酶 HvUGT14077 和拟南芥中的磺基转移酶能够与 ZEA 反应,但其反应机制不明确^[93]。水稻的 UDP-糖基转移酶(UGT)OsUGT79 可以和单端孢霉烯族毒素发生化学反应从而降低其毒性^[94]。黑曲霉(*Aspergillus niger*)中的脂肪酶、鞘氨醇单胞菌的醛酮还原酶 AKR18A1、德沃斯菌的氧化还原酶 DepA、二穗短柄草中的羧酸酯酶也可以与不同类型的 trichothecenes 发生反应^[82]。伏马菌素 FB₁ 的酯键可以被鞘氨醇单胞菌(*Sphingopyxi* ssp)的羧酸酯酶 FUMD 水解形成 1,2,3-丙烷三甲酸,但是对 FB₁ 的水解速率较低,这可能是由于底物分子较大造成的^[95]。由于 FUMD 的同源物广泛分布于细菌之间,因此从自然界中有可能分离到效果更好的生物酶来降解 FB₁。

镰孢菌属病原真菌多种多样,一种镰孢菌可以产生一种或多种真菌毒素,在样品检测过程中常常发现多种镰孢菌毒素共同存在的情况,因此未来有必要研究对毒素混合物的整体脱毒方案。除了前面提到的醛酮还原酶 AKR18A1 可以降解 trichothecenes 和 ZEA, *Pleurotus eryngii* 的虫漆酶 Ery4 在一定条件下也能够氧化 FB₁、ZEA 和 T-2;但是到目前为止发现的能够与多种真菌毒素发生反应的生物酶相对较少^[96]。本文认为氧化还原酶和水解酶与多种毒素发生反应的可能性较大,因此是未来发掘真菌毒素降解酶的重点方向之一。

4 结束语

降低镰孢菌毒素对小麦、玉米等粮食作物的污染仍是世界性难题,种植抗病品种是减轻田间病害发生的最好方法,但是到目前为止仍然没有不依赖药剂而能完全抗镰孢菌危害的品种出现。作物对镰孢菌的抗性不是由少数主效 QTLs 控制,而是由众多的数量性状的微效多基因 QTLs 决定,因此在可接受的品质性状前提下培育出具有完全抗性的品种仍面临严峻挑战。另外,目前生产上常使用的化学杀菌剂在防治镰孢菌方面也面临病原菌抗药性日益增强的

问题;还有无效的药剂可能会触发病原菌产生更多的毒素,因此迫切需要更有效的药剂成分来控制镰孢菌病害的发生,降低饲料中镰孢菌毒素的污染水平。但就目前情况来看,单一方法并不能有效防控镰孢菌及其毒素的危害,应当结合不同的方法强调从减少初侵染源、抗性品种合理布局、适当使用化学药剂和生防制剂,并结合收获后的脱毒手段在内的综合防控策略才是目前最佳的选择。

真菌毒素在病原真菌的毒力、发育和生活史中发挥重要功能。随着分子生物学技术的迅猛发展, DON 和 FB₁ 的生物合成途径已经研究的比较清楚,但 ZEA 的生物合成途径还需进一步研究。其次,更加深入地研究病原菌与寄主互作机制、病原菌与生防微生物的互作机制,既可以为抗病育种提供新思路也可以为开发更加高效和精准的防治药剂提供新靶标和新资源。再次,针对收获后的相关生物降解方法仍需要对生物降解机理、毒素降解产物的结构以及降解微生物的安全性进行研究,以支持真菌毒素降解微生物和降解酶等在食品和饲料工业中的应用。

参考文献

- [1] SUMMERELL BA. Resolving *Fusarium*: Current status of the genus [J]. Annu Rev Phytopathol, 2019, 57(1): 15.
- [2] KHAN MK, PANDEY A, ATHAR T, et al. *Fusarium* head blight in wheat: Contemporary status and molecular approaches [J]. 3 Biotech, 2020, 10(4): 1–17.
- [3] SANTIAGO R, CAO A, MALVAR RA, et al. Genomics of maize resistance to *Fusarium* ear rot and fumonisin contamination [J]. Toxins, 2020, 12(7): 431.
- [4] RAMPERSAD SN. Pathogenomics and management of *Fusarium* diseases in plants [J]. Pathogens, 2020, 9(5): 340.
- [5] AL-HATMI AMS, MEIS JF, SYBREN DHG, et al. *Fusarium*: Molecular diversity and intrinsic drug resistance [J]. PLoS Pathog, 2016, 12(4): e1005464.
- [6] PEIVASTEHR-ROUDSARI L, PIRHADI M, SHAHBAZI R, et al. Mycotoxins: Impact on health and strategies for prevention and detoxification in the food chain [J]. Food Rev Int, 2021, (2): 1–32.
- [7] PESTKA JJ. Deoxynivalenol: Mechanisms of action, human exposure, and toxicological relevance [J]. Arch Toxicol, 2010, 84: 663–679.
- [8] WU F, CUI J, YANG X, et al. Effects of zearalenone on genital organ development, serum immunoglobulin, antioxidant capacity, sex hormones and liver function of prepubertal gilts [J]. Toxicon, 2021, 189: 39–44.
- [9] ERIKSEN GS, PETTERSSON H. Toxicological evaluation of trichothecenes in animal feed [J]. Anim Feed Sci Technol, 2004, 114: 205–239.
- [10] CHEN J, WEI Z, WANG Y, et al. Fumonisin B₁: Mechanisms of toxicity and biological detoxification progress in animals [J]. Food Chem Toxicol, 2021, 149(3): 111977.
- [11] PERINCHERRY L, LALAK-KANCZUGOWSKA J, STPIEN L. *Fusarium*-produced mycotoxins in plant-pathogen interactions [J]. Toxins, 2019, 11(11): 664.
- [12] MARK J. Controlling "*Fusarium*" species and their mycotoxins in cereals

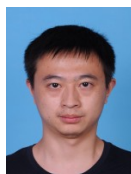
- [D]. Basel: University of Basel, 2019.
- [13] XU H, WANG L, SUN J, *et al.* Microbial detoxification of mycotoxins in food and feed [J]. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2021: 1–19. DOI: 10.1080/10408398.2021.1879730
- [14] EDWARDS SG. Influence of agricultural practices on *Fusarium* infection of cereals and subsequent contamination of grain by trichothecene mycotoxins [J]. *Toxicol Lett*, 2004, 153: 29–35.
- [15] POLAK-ŠLIWIŃSKA M, PASZCZYK B. Trichothecenes in food and feed, relevance to human and animal health and methods of detection: A systematic review [J]. *Molecules*, 2021, 26(2): 454.
- [16] DESJARDINS AE. *Fusarium*-mycotoxins chemistry genetics and biology [M]. St Paul: APS Press, 2006.
- [17] KIECANA I, CEGIELKO M, MIELNICZUK E, *et al.* The occurrence of *Fusarium poae* (Peck) wollenw. on oat (*Avena sativa* L.) panicles and its harmfulness [J]. *Acta Agrobot*, 2002, 65: 169–178.
- [18] THRANE U, ADLER A, CLASEN, PE, *et al.* Diversity in metabolite production by *Fusarium langsethiae*, *Fusarium poae* and *Fusarium sporotrichioides* [J]. In *J Food Microbiol*, 2004, 95: 257–266.
- [19] KOSIAK EB, HOLST-JENSEN A, RUNTBERGET T, *et al.* Morphological, chemical and molecular differentiation of *Fusarium equiseti* isolated from Norwegian cereals [J]. *Int J Food Microbiol*, 2005, 99: 195–206.
- [20] MIELNICZUK E, SKWARYO-BEDNARZ B. *Fusarium* head blight, mycotoxins and strategies for their reduction [J]. *Agronomy*, 2020, 10: 509–535.
- [21] SCHELSTRAETE W, DEVREESE M, CROUBELS S. Comparative toxicokinetics of *Fusarium* mycotoxins in pigs and humans [J]. *Food Chem Toxicol*, 2020, 137: 111140.
- [22] CHEN P, XIANG B, SHI H, *et al.* Recent advances on type A trichothecenes in food and feed: Analysis, prevalence, toxicity, and decontamination techniques [J]. *Food Control*, 2020, 118: 107371.
- [23] PALACIOS SA, DEL CANTO A, ERAZO J, *et al.* *Fusarium cerealis* causing *Fusarium* head blight of durum wheat and its associated mycotoxins [J]. *Int J Food Microbiol*, 2021, 346: 109161.
- [24] NAKAGAWA H, HASHIMOTO R, MATSUO Y, *et al.* Detection and determination of fumonisins B₁, B₂, and B₃ contaminating Japanese domestic wine by liquid chromatography coupled to tandem mass spectrometry (LC-MS/MS) [J]. *Curr Microbiol*, 2020, 77(10): 3057–3064.
- [25] KAMLE M, MAHATO DK, DEVI S, *et al.* Fumonisin: Impact on agriculture, food, and human health and their management strategies [J]. *Toxins*, 2019, 11: 328.
- [26] ARUMUGAM T, GHAZI T, CHUTURGOON AA. Molecular and epigenetic modes of fumonisin B₁ mediated toxicity and carcinogenesis and detoxification strategies [J]. *Crit Rev Toxicol*, 2021, (4): 1–37.
- [27] WITASZAK N, LALAK-KANCZUGOWSKA J, WASKIEWICZ A, *et al.* The impacts of asparagus extract fractions on growth and fumonisins biosynthesis in *Fusarium proliferatum* [J]. *Toxins*, 2020, 12(2): 95.
- [28] AGRIOPOULOU S, STAMATELOPOULOU E, VARZAKAS T. Advances in occurrence, importance, and mycotoxin control strategies: Prevention and detoxification in foods [J]. *Foods*, 2020, 9(2): 137.
- [29] RAI A, DAS M, TRIPATHI A. Occurrence and toxicity of a *Fusarium* mycotoxin, zearalenone [J]. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2020, 60(16): 2710–2729.
- [30] FAISAL Z, FLISZÁR-NYÚL E, DELLAFIORA L, *et al.* Cyclodextrins can entrap zearalenone-14-glucoside: Interaction of the masked mycotoxin with cyclodextrins and cyclodextrin bead polymer [J]. *Biomolecules*, 2019, 9(8): 354.
- [31] LÓPEZ-DÍAZ C, RAHJOO V, SULYOK M, *et al.* Fusaric acid contributes to virulence of *Fusarium oxysporum* on plant and mammalian hosts [J]. *Mol Plant Pathol*, 2018, 19(2): 440–453.
- [32] SELIM ME, EL-GAMMAL NA. Role of fusaric acid mycotoxin in pathogenesis process of tomato wilt disease caused by *Fusarium oxysporum* [J]. *J Bioprocess Biotech*, 2015, 5(10): 1.
- [33] SINGH VK, SINGH HB, UPADHYAY RS. Role of fusaric acid in the development of ‘*Fusarium* wilt’ symptoms in tomato: Physiological, biochemical and proteomic perspectives [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 118: 320–332.
- [34] PONTES GM, FERNANDES LS, DOS SANTOS RV, *et al.* Virulence factors in the phytopathogen-host interactions: An overview [J]. *J Agric Food Chem*, 2020, 68(29): 7555–7570.
- [35] BASHYAL BM, YADAV J, GUPTA AK, *et al.* Understanding the secondary metabolite production of *Gibberella fujikuroi* species complex in genomic era [J]. *Indian Phytopathol*, 2019, 72(4): 607–617.
- [36] WANGIA-DIXON RN, NISHIMWE K. Molecular toxicology and carcinogenesis of fumonisins: A review [J]. *J Environ Sci Health*, 2020, 39(1): 44–67.
- [37] EFSA Panel on Contaminants in the Food Chain (CONTAM), KNUTSEN HK, ALEXANDER J, *et al.* Risks to human and animal health related to the presence of moniliformin in food and feed [J]. *EFSA Journal*, 2018, 16(3): e05082.
- [38] FRISVAD JC. A critical review of producers of small lactone mycotoxins: Patulin, penicillic acid and moniliformin [J]. *World Mycotoxin J*, 2018, 11(1): 73–100.
- [39] BEUKES I, ROSE LJ, SHEPHARD GS, *et al.* Mycotoxigenic *Fusarium* species associated with grain crops in South Africa-A review [J]. *S Afr J Sci*, 2017, 113(3-4): 1–12.
- [40] BERTERO A, FOSSATI P, TEDESCO DEA, *et al.* Beauvericin and enniatins: *In vitro* intestinal effects [J]. *Toxins*, 2020, 12(11): 686.
- [41] WU Q, PATOCKA J, KUČA K. Beauvericin, a *Fusarium* mycotoxin: Anticancer activity, mechanisms, and human exposure risk assessment [J]. *Mini Rev Med Chem*, 2019, 19(3): 206–214.
- [42] MALLEBRERA B, PROSPERINI A, FONT G, *et al.* *In vitro* mechanisms of beauvericin toxicity: A review [J]. *Food Chem Toxicol*, 2018, 111: 537–545.
- [43] BAKKER MG, BROWN DW, KELLY AC, *et al.* *Fusarium* mycotoxins: A trans-disciplinary overview [J]. *Can J Plant Path*, 2018, 40: 161–171.
- [44] HAILE JK, N'DIAYE A, WALKOWIAK S, *et al.* *Fusarium* head blight in durum wheat: Recent status, breeding directions, and future research prospects [J]. *Phytopathology*, 2019, 109(10): 1664–1675.
- [45] VENSKE E, DOS SANTOS RS, FARIAS DR, *et al.* Meta-analysis of the QTLome of *Fusarium* head blight resistance in bread wheat: Refining the current puzzle [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 727.
- [46] CHEN Y, KISTLER HC, MA Z. *Fusarium graminearum* trichothecene mycotoxins: Biosynthesis, regulation, and management [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2019, 57(1). DOI: 10.1146/annurev-phyto-082718-100318

- [47] 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.
- [48] LI X, SHIN S, HEINEN S, *et al.* Transgenic wheat expressing a barley UDP-glucosyl transferase detoxifies deoxynivalenol and provides high levels of resistance to *Fusarium graminearum* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2015, 28: 1237–1246.
- [49] MUHITCH MJ, MCCORMICK SP, ALEXANDER NJ, *et al.* Transgenic expression of the *TR101* or *PDR5* gene increases resistance of tobacco to the phytotoxic effects of the trichothecene 4,15-diacetoxyscirpenol [J]. *Plant Sci*, 2000, 157: 201–207.
- [50] BRAUER EK, BALCERZAK M, ROCHELEAU H, *et al.* Genome editing of a deoxynivalenol-induced transcription factor confers resistance to *Fusarium graminearum* in wheat [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2020, 33(3): 553–560.
- [51] QI T, GUO J, PENG H, *et al.* Host-induced gene silencing: A powerful strategy to control diseases of wheat and barley [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 20(1): 206.
- [52] MAJUMDAR R, RAJASEKARAN K, CARY JW. RNA interference (RNAi) as a potential tool for control of mycotoxin contamination in crop plants: Concepts and considerations [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 200.
- [53] KOCH A, KUMAR N, WEBER L, *et al.* Host-induced gene silencing of cytochrome P450 lanosterol C14 α -demethylase-encoding genes confers strong resistance to *Fusarium* species [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 19324–19329.
- [54] F ABDALLAH M, DE BOEVRE M, LANDSCHOOT S, *et al.* Fungal endophytes control *Fusarium graminearum* and reduce trichothecenes and zearalenone in maize [J]. *Toxins*, 2018, 10(12): 493.
- [55] VUJANOVIC V, GOH YK. Sphaerodes mycoparasitica biotrophic mycoparasite of 3-acetyldeoxynivalenol and 15-acetyldeoxynivalenol-producing toxigenic *Fusarium graminearum* chemotypes [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2011, 316(2): 136–143.
- [56] FERRE FS, SANTAMARINA MP. Efficacy of *Trichoderma harzianum* in suppression of *Fusarium culmorum* [J]. *Ann Microbiol*, 2010, 60(2): 335–340.
- [57] PELLAN L, DURAND N, MARTINEZ V, *et al.* Commercial biocontrol agents reveal contrasting compartments against two mycotoxigenic fungi in cereals: *Fusarium graminearum* and *Fusarium verticillioides* [J]. *Toxins*, 2020, 12(3): 152.
- [58] SUN ZB, LI SD, REN Q, *et al.* Biology and applications of *Clonostachys rosea* [J]. *Symp Ser Soc Appl Microbiol*, 2020, 129(3): 486–495.
- [59] LEGRAND F, PICOT A, COBO D, *et al.* Challenges facing the biological control strategies for the management of *Fusarium* head blight of cereals caused by *F. graminearum* [J]. *Biol Control*, 2017, 113: 26–38.
- [60] DAVIDE F, ALESSANDRO R, ROBERTO C. *Fusarium* toxins in cereals: Occurrence, legislation, factors promoting the appearance and their management [J]. *Molecules*, 2016, 21(5). DOI: 10.3390/molecules21050627
- [61] KESWANI C, SINGH HB, GARCÍA-ESTRADA C, *et al.* Antimicrobial secondary metabolites from agriculturally important bacteria as next-generation pesticides [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2020, 104(3): 1013–1034.
- [62] ZHAO Y, SANGARE L, WANG Y, *et al.* Complete genome sequence of *Bacillus subtilis* SG6 antagonistic against *Fusarium graminearum* [J]. *Biotechnol*, 2015, 194: 10–11.
- [63] DUNLAP CA, BOWMAN MJ, SCHISLER DA. Genomic analysis and secondary metabolite production in *Bacillus amyloliquefaciens* AS 43.3: A biocontrol antagonist of *Fusarium* head blight [J]. *Biol Control*, 2013, 64: 166–175.
- [64] HILBER-BODMER M, SCHMID M, AHRENS CH, *et al.* Competition assays and physiological experiments of soil and phyllosphere yeasts identify *Candida subhashii* as a novel antagonist of filamentous fungi [J]. *BMC Microbiol*, 2017, 17: 4.
- [65] FREIMOSER FM, RUEDA-MEJIA MP, TILOCCA B, *et al.* Biocontrol yeasts: Mechanisms and applications [J]. *Springer*, 2019, 35: 10.
- [66] ELAD Y, DAVID DR, HAREL YM, *et al.* Induction of systemic resistance in plants by biochar, a soil-applied carbon sequestering agent [J]. *Phytopathology*, 2010, 100: 913–921.
- [67] SANCHEZ L, COURTEAUX B, HUBERT J, *et al.* Rhamnolipids elicit defense response and induce disease resistance against biotrophic, hemibiotrophic, and necrotrophic pathogens that require different signaling pathways in *Arabidopsis* and highlight a central role for salicylic acid [J]. *Plant Physiol*, 2012, 160: 1630–1641.
- [68] HENKES GJ, JOUSSET A, BONKOWSKI M, *et al.* *Pseudomonas fluorescens* CHA0 maintains carbon delivery to *Fusarium graminearum*-infected roots and prevents reduction in biomass of barley shoots through systemic interactions [J]. *J Exp Bot*, 2011, 6: 4337–4344.
- [69] JOCHUM CC, OSBORNE LE, YUEN GY. *Fusarium* head blight biological control with *Lysobacter enzymogenes* strain C3 [J]. *Biol Control*, 2006, 39: 336–344.
- [70] CHASSAGNE F, SAMARAKOON T, PORRAS G, *et al.* A systematic review of plants with antibacterial activities: A taxonomic and phylogenetic perspective [J]. *Front Pharmacol*, 2021, 11: 2069.
- [71] BALMER D, FLORS V, GLAUSER G, *et al.* Metabolomics of cereals under biotic stress: Current knowledge and techniques [J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 82.
- [72] KOVAL D, PLOCKOVÁ M, KYSELKA J, *et al.* Buckwheat secondary metabolites: Potential antifungal agents [J]. *J Agric Food Chem*, 2020, 68(42): 11631–11643.
- [73] ETZERODT T, GISLUM R, LAURSEN BB, *et al.* Correlation of deoxynivalenol accumulation in *Fusarium*-infected winter and spring wheat cultivars with secondary metabolites at different growth stages [J]. *J Agric Food Chem*, 2016, 64: 4545–4555.
- [74] KUMARASWAMY GK, KUSHALAPPA AC, CHOO TM, *et al.* Differential metabolic response of barley genotypes, varying in resistance, to trichothecene-producing and nonproducing (tri5-) isolates of *Fusarium graminearum* [J]. *Plant Pathol*, 2012, 61: 509–521.
- [75] NICULAES C, ABRAMOV A, HANNEMANN L, *et al.* Plant protection by benzoxazinoids—recent insights into biosynthesis and function [J]. *Agronomy*, 2018, 8(8): 143.
- [76] OHADI E, LOTFALI E, AHMADI A, *et al.* Microbiological detoxification of mycotoxins: Focus on mechanisms and advances [J]. *Infect Disord Drug Targets*, 2020, 20: 1–19.
- [77] CHIOCCETTI GM, JADÁN-PIEDRA C, MONEDERO V, *et al.* Use of lactic acid bacteria and yeasts to reduce exposure to chemical food contaminants and toxicity [J]. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2019, 59(10): 1–19.

- 1534–1545.
- [78] TAHEUR FB, KOUIDHI B, AL QURASHI YMA, *et al.* Biotechnology of mycotoxins detoxification using microorganisms and enzymes [J]. *Toxicon*, 2019, 160: 12–22.
- [79] JU'S K, GWIAZDOWSKA D. Wykorzystanie bakterii glebowych z rodzaju *Brevibacillus* do dekontaminacji zearalenonu [J]. *Stud Oeconom Posnaniensia*, 2016, 4: 27–39.
- [80] HSU TC, YI PJ, LEE TY, *et al.* Probiotic characteristics and zearalenone-removal ability of a *Bacillus licheniformis* strain [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13: e0194866.
- [81] HASSAN YI, ZHOU T. Addressing the mycotoxin deoxynivalenol contamination with soil-derived bacterial and enzymatic transformations targeting the C3 carbon [J]. *World Mycotoxin*, 2018, 11: 101–111.
- [82] LI P, SU R, YIN R, *et al.* Detoxification of mycotoxins through biotransformation [J]. *Toxins*, 2020, 12(2): 121.
- [83] WANG N, WU W, PAN J, *et al.* Detoxification strategies for zearalenone using microorganisms: A review [J]. *Microorganisms*, 2019, 7(7): 208.
- [84] ROGOWSKA A, POMASTOWSKI P, SAGANDYKOVA G, *et al.* Zearalenone and its metabolites: Effect on human health, metabolism and neutralisation methods [J]. *Toxicon*, 2019, 162: 46–56.
- [85] JARD G, LIBOZ T, MATHIEU F, *et al.* Transformation of zearalenone to zearalenone-sulfate by *Aspergillus* spp. [J]. *World Mycotoxin*, 2010, 3: 183–191.
- [86] HALASZ A, LASZTITY R, ABONYI T, *et al.* Decontamination of mycotoxin-containing food and feed by biodegradation [J]. *Food Rev Int*, 2009, 25: 284–298.
- [87] GARAI E, RISA A, VARGA E, *et al.* Qualifying the T-2 toxin-degrading properties of seven microbes with zebrafish embryo microinjection method [J]. *Toxins*, 2020, 12(7): 460.
- [88] YAO Y, LONG M. The biological detoxification of deoxynivalenol: A review [J]. *Food Chem Toxicol*, 2020, 145: 111649.
- [89] HE J, BONDY GS, ZHOU T, *et al.* Toxicology of 3-epi-deoxynivalenol, adeoxynivalenol-transformation product by *deposia* mutans 17-2-E-8 [J]. *Food Chem Toxicol*, 2015, 84: 250–259.
- [90] NEŠIĆ K, HABSCHIED K, MASTANJEVIĆ K. Possibilities for the biological control of mycotoxins in food and feed [J]. *Toxins*, 2021, 13(3): 198.
- [91] LYAGIN I, EFREMENKO E. Enzymes for detoxification of various mycotoxins: Origins and mechanisms of catalytic action [J]. *Molecules*, 2019, 24: 1–39.
- [92] KOSAWANG C, KARLSSON M, VELÉZ H, *et al.* Zearalenone detoxification by zearalenone hydrolase is important for the antagonistic ability of *Clonostachys rosea* against mycotoxigenic *Fusarium graminearum* [J]. *Fungal Biol*, 2014, 118: 364–373.
- [93] XU Z, LIU W, CHEN CC, *et al.* Enhanced-zearalenol hydrolyzing activity of a mycoestrogen-detoxifying lactonase by structure-based engineering [J]. *J Eng*, 2016, 6: 7657–7663.
- [94] LULIN M, YI S, AIZHONG C, *et al.* Molecular cloning and characterization of an up-regulated UDP-glucosyltransferase gene induced by DON from *Triticum aestivum* L. cv. Wangshuibai [J]. *Mol Biol Rep*, 2010, 37: 785–795.
- [95] ALBERTS J, SCHATZMAYR G, MOLL WD, *et al.* Detoxification of the fumonisin mycotoxins in maize: An enzymatic approach [J]. *Toxins*, 2019, 11(9): 523.
- [96] LOI M, FANELLI F, CIMMARUSTI MT, *et al.* *In vitro* single and combined mycotoxins degradation by Ery4 laccase from *Pleurotus eryngii* and redox mediators [J]. *Food Control*, 2018, 90: 401–406.

(责任编辑: 张晓寒)

作者简介



李欢, 博士研究生, 主要研究方向为拟轮枝镰孢菌的致病机理研究。
E-mail: 82101181169@caas.cn



梁晓艳, 硕士研究生, 主要研究方向为镰孢菌拮抗微生物的筛选与利用。
E-mail: 82101182309@caas.cn



郭维, 博士, 研究员, 主要研究方向为植物健康与食品安全、真菌毒素合成调控机制与防控技术开发、微生物资源开发与利用。
E-mail: guowei01@caas.cn