

DOI: 10.16210/j.cnki.1007-7561.2024.02.015

孙晶, 赵程程, 杜稳, 等. 脱氧雪腐镰刀菌烯醇解毒酶研究进展[J]. 粮油食品科技, 2024, 32(2): 121-126.

SUN J, ZHAO C C, DU W, et al. Research advances in enzymatic detoxification of deoxynivalenol[J]. Science and Technology of Cereals, Oils and Foods, 2024, 32(2): 121-126.

# 脱氧雪腐镰刀菌烯醇 解毒酶研究进展

孙晶, 赵程程, 杜稳, 韩杨莹, 赵一凡, 刘虎军✉

(国家粮食和物资储备局科学研究院 粮油加工研究所, 北京 100037)

**摘要:** 脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (Deoxynivalenol, DON) 是镰刀菌属 (*Fusariums* spp.) 产生的剧毒次级代谢产物, 主要污染小麦、玉米等粮食及其制品, 导致了严重的食品安全风险。目前生物酶法去除 DON 的技术研究, 展现出良好的应用前景。综述了国内外关于 DON 生物转化的生物酶类型、降解机制、产物结构特征、解毒酶挖掘策略, 以及解毒酶分子改造等研究现状, 并对人工智能应用于真菌毒素解毒酶的相关研究进行了展望, 以期为食品和饲料中 DON 的生物脱毒技术的研发提供参考。

**关键词:** 脱氧雪腐镰刀菌烯醇; 生物酶; 生物降解; 分子改造; 食品安全

中图分类号: Q814 文献标识码: A 文章编号: 1007-7561(2024)02-0121-06

网络首发时间: 2024-02-26 18:11:45

网络首发地址: <https://link.cnki.net/urlid/11.3863.TS.20240226.1349.006>

## Research Advances in Enzymatic Detoxification of Deoxynivalenol

SUN Jing, ZHAO Cheng-cheng, DU Wen, HAN Yang-ying, ZHAO Yi-fan, LIU Hu-jun✉

(Institute of Cereal and Oil Science and Technology, Academy of National Food and Strategic Reserves Administration, Beijing 100037, China)

**Abstract:** Deoxynivalenol (DON) is a toxic secondary metabolite produced by *Fusarium* spp. that mainly contaminates wheat, corn, and other food crops, and has posed serious threats to food safety. Currently, enzymatic detoxification of DON shows promising application prospects. This paper provided an overview of the latest domestic and international research on the types of biotransformation enzymes, degradation mechanisms, structural features, detoxification enzyme mining strategies, and molecular modifications of DON. Additionally, the paper explored research trends in molecular design of mycotoxin detoxification enzymes assisted by artificial intelligence, which aimed to provide a reference for the development of bio-detoxification technology of DON in food and feed.

**Key words:** deoxynivalenol; biological enzyme; bio-degradation; molecular modification; food safety

收稿日期: 2023-09-13

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (JY2208)

Supported by: Fundamental Research Funds of the Central Research Institutes (No. JY2208)

作者简介: 孙晶, 女, 1988 年出生, 硕士, 助理研究员, 研究方向为粮油微生物与质量安全。E-mail: sj@ags.ac.cn

通讯作者: 刘虎军, 男, 1986 年出生, 在读博士生, 助理研究员, 研究方向为真菌毒素污染粮食的安全合理利用。E-mail: lhj@ags.ac.cn

脱氧雪腐镰刀菌烯醇 ( Deoxynivalenol, DON ), 又名呕吐毒素, 20 世纪 70 年代由 Yoshizawa<sup>[1]</sup> 等从污染的小麦等谷物食品中分离并鉴定。DON 主要污染玉米、小麦等谷类作物, 严重影响谷物、饲料及食品的产量和品质, 造成了严重的食品安全问题。该毒素进入食物链后可引起人畜多种疾病, 主要症状包括恶心、呕吐、消化和溶血性疾病, 引发人类细胞免疫反应障碍以及神经系统紊乱等<sup>[2]</sup>。2021 年中国饲料真菌毒素污染状况调查报告显示 DON 污染普遍存在<sup>[3]</sup>, 玉米和小麦中 DON 检出率均高于 95%, 超标率可达 12.32%, 最高值达 16 538.76  $\mu\text{g}/\text{kg}$ 。目前去除脱氧雪腐镰刀菌烯醇的方法有物理法、化学法和生物法。生物酶脱毒法是指真菌毒素的毒性基团被生物酶分解破坏, 生成低毒或无毒产物, 该方法因具有高效性、特异性和环保性等优点, 被认为是最具潜力的脱毒方法。先前关于 DON 生物脱毒研究多集中于筛选功能性微生物, 现已报道多株具有 DON 解毒能力微生物, 包括脱亚硫酸杆菌 ( *Desulfitobacterium sp.* ) PGC-3-9<sup>[4]</sup>、耐盐海杆菌 ( *Pelagibacterium halotolerans* ) ANSP101<sup>[5]</sup> 等。尽管许多微生物被证实具有 DON 解毒能力, 但只有少数的 DON 解毒酶被发掘和鉴定, 限制了酶制剂研发及生物酶法脱毒应用。

近年来, 基因工程、蛋白质工程技术和定向进化技术的高速发展为生物酶研究带来新契机。计算机辅助设计、人工智能在蛋白质结构预测上不断获得突破, 极大推进了真菌毒素解毒酶的筛选、挖掘及研发应用。基于蛋白质晶体结构, 利用计算机辅助的理性设计对生物酶优化改造, 部分生物酶的热稳定性和 pH 依赖性已得到改善<sup>[6]</sup>。本文综述 DON 生物转化的生物酶种类、降解机制、解毒酶挖掘策略及分子改造等国内外研究现状, 并对基因工程及计算机辅助蛋白质理性设计提升解毒酶稳定性、pH 依赖性和催化活性等研究进行展望, 以期对脱氧雪腐镰刀菌烯醇降解酶制剂的研发和应用提供参考。

### 1 DON 脱毒反应及生物酶种类

脱氧雪腐镰刀菌烯醇生物酶来源广泛, 包括分布于自然环境中的微生物、动物体内的微生物, 以及植物产生的生物酶。DON 的主要毒性基团为 C12-C13 环氧基团和 C3-OH 羟基<sup>[7]</sup>, 脱毒多聚焦于这 2 个结构靶点。因动植物和微生物对 DON 的防御方式不同, 各物种体内生物转化方式不尽相同, 可归纳为 8 种类型, 分别为去环氧化、羟基化、氧化异构化、乙酰化、硫酸盐化、糖基化、谷胱甘肽化和异构化 (图 1)。

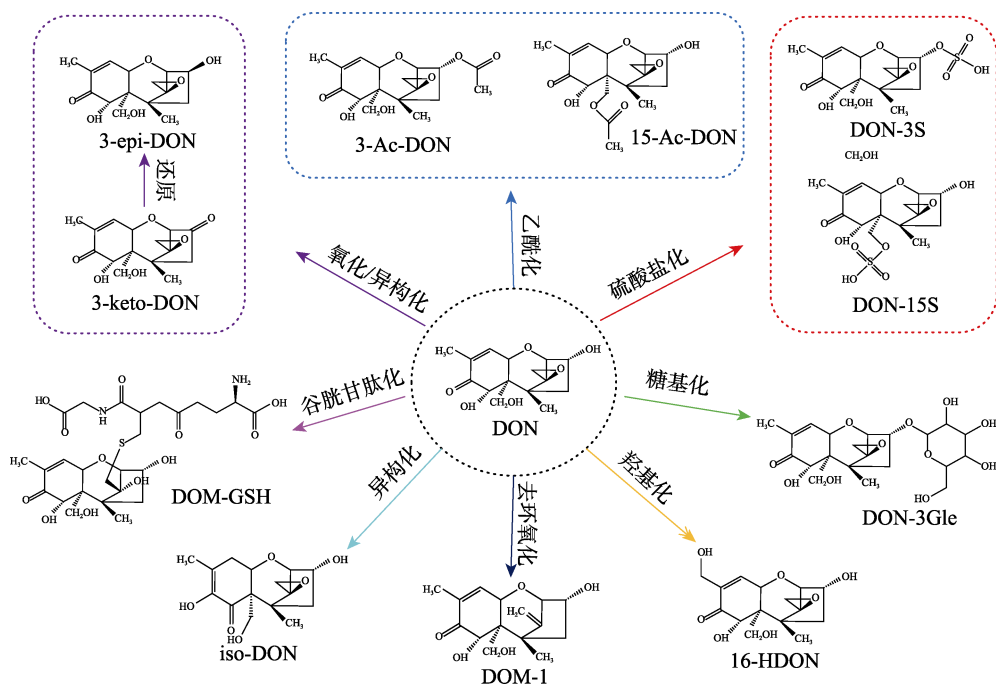


图 1 DON 分子中脱毒反应的作用位点以及代谢物结构

Fig.1 The targets for detoxification of DON and the structures of metabolites

### 1.1 C12-C13 位脱环氧化

DON 脱环氧化是通过去环氧化反应将 C12-C13 环氧基团打开, 生成低毒代谢物去环氧化脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (DOM-1)。目前已从多种动物体内筛选到若干具有该功能的肠道微生物, 但 DON 到 DOM-1 的脱毒机制尚不清楚, 关键解毒酶至今也未被分离和鉴定。Gao 等<sup>[8]</sup>从鸡肠道中分离史雷克氏菌 (*Slackia* sp.) D-G6 均可将 DON 转化为 DOM-1, 并发现该菌株具有 DON 去环氧化潜力基因 13 个, 经大肠杆菌重组表达后均不能降解 DON, 未能鉴定出脱环氧化功能解毒酶。王开萍<sup>[9]</sup>等发现米曲霉 (*Aspergillus oryzae*) As-W6 中的脂肪酶对多种浓度 DON 的降解率均超过 60%, 其降解产物的相对分子质量为 282.2, 推测可能将 DON 的环氧键打开生成两个羟基, 但还未证实脂肪酶是 DON 脱环氧化的关键酶。

### 1.2 C3 位羟基氧化和异构化

C3 位氧化是指 DON 的 C3 位羟基氧化成酮基, 形成低毒产物 3-酮基-DON (3-keto-DON)。随着越来越多具有 DON 氧化能力的微生物被分离和鉴定, 更多学者关注氧化功能解毒酶的基因挖掘。He<sup>[10]</sup>等从鞘氨醇单胞菌 (*Sphingomonas* sp.) S3-4 中发现一个醛酮还原酶 AKR18A 基因, 在含烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸的反应体系中, 可将 DON 氧化为 3-keto-DON。Qin<sup>[11]</sup>等也从耐盐海杆菌 ANSP101 中发掘一种 DON 解毒酶——脱氢酶 DDH, 在含吩嗪硫酸甲酯或二氯酚吡啶等氢受体的反应体系中可转化 3-keto-DON。

C3 位差向异构化是指 DON 的 C3 位羟基经两步反应生成 3-异构化-DON (3-epi-DON)。早在 2015 年, He<sup>[7,12]</sup>等从德沃斯氏菌 17-2-E-8 中发现 2 种解毒酶, 分别为吡咯喹啉醌 (PQQ) 依赖的脱氢酶 DepA 和还原型辅酶 II (NADPH) 依赖的醛酮还原酶 DepB。几乎同时, He 等<sup>[13]</sup>也从德沃斯氏菌 D6-9 中分离并鉴定 3 条参与 DON 异构化的基因, 分别为脱氢酶 QDDH、醛酮还原酶 AKR13B2 和 AKR6D1, 在具有辅酶 PQQ 和 NADPH 的反应体系中可催化 DON 转化为 3-epi-DON。

此外, DON 另一种异构化发生于 C7、C8、C9 位, 该途径直到 2020 年才被发现, Hu<sup>[14]</sup>等从棉花中分离的乙二醛酶 (Glyoxalase I, SPG) 可催化 DON 发生异构化反应, 将 C8 羰基转移到 C7, 并将双键从 C9-C10 转移到 C8-C9, SPG 在毕赤酵母中重组表达后, 能够同时将 DON、3-Ac-DON 和 15-Ac-DON 转化为异构体-DON (iso-DON)。

### 1.3 乙酰化

DON 乙酰化是指 C3 或 C15 位羟基在乙酰基转移酶作用下将乙酰基转移至 C3 或 C15 位生成 3-Ac-DON 或 15-Ac-DON。Kimura<sup>[15]</sup>等从禾谷镰刀菌中发现了一种能催化 DON 乙酰化的单端孢甲-3-O-乙酰基转移酶 (Tri101), 大肠杆菌重组表达后, Tri101 可以在乙酰辅酶 A 辅助下将 DON 转化为 3-Ac-DON。Liu<sup>[16]</sup>等通过不动杆菌 (*Acinetobacter pittii*) S12 转录组测序分析, 发现 DLK06\_RS13370 编码的乙酰基转移酶可转化 3-Ac-DON。

### 1.4 糖基化

DON 糖基化是指 C3 位羟基在尿苷二磷酸-葡萄糖基转移酶 (UDP glucosyl-transferases, UGTs) 作用下将葡萄糖基转移至 DON 的 C3 位, 生成 DON-葡萄糖苷 (Deoxynivalenol 3-glucoside, D3G), 此过程多为植物防御机制对 DON 的解毒方式, 已报道的具有 D3G 转化功能的 UGTs 均来源于植物。来源于拟南芥的葡萄糖基转移酶 DOGT1<sup>[17]</sup>是首次报道具有该功能的生物酶。随后学者们相继发现来源于小麦的生物酶 TaUGT6<sup>[18]</sup>、二穗短柄草的生物酶 Bradi5g03300<sup>[19]</sup>等均可将 DON 转化为 D3G。

### 1.5 其他反应

C16 位羟基化是指 C16 位甲基经生物酶作用羟基化生成 16-HDON。目前仅有 1 篇相关报道, Ito<sup>[20]</sup>等通过鞘氨醇单胞菌 (*Sphingomonas* sp.) KSM1 基因组文库进行筛选和克隆, 鉴定出 3 条参与 DON 羟基化反应的关键酶, 分别为细胞色素 P450 蛋白 DdnA、黄素腺嘌呤二核苷酸依赖型铁氧还蛋白 Kdx 以及线粒体型 [2Fe-2S] 的铁氧还蛋白 KdR, 三种酶同时参与催化反应可将 DON 转化为 16-HDON。DON 谷胱甘肽化是指 C12-C13

环氧基团在谷胱甘肽巯基转移酶的催化下与谷胱甘肽共轭结合生成 DON-GSH。Wang<sup>[21]</sup>等从长穗偃麦草基因组中挖掘并克隆谷胱甘肽巯基转移酶 Fhb7, 该酶能够破坏 DON 的 C12-C13 环氧基团, 并催化其形成 DON-GSH, 从而降低 DON 对植物的毒性。植物对 DON 的防御机制除糖基化和谷胱甘肽化外, 硫酸盐化也是一种有效的防御机制。Warth<sup>[22]</sup>等发现经 DON 处理的小麦可检测到两种硫酸盐共轭物, 脱氧雪腐镰刀菌烯醇-3-硫酸盐和脱氧雪腐镰刀菌烯醇-15-硫酸盐。但直到目前为止,

尚未有参与 DON 硫酸盐转化过程关键酶的相关报道。

## 2 脱氧雪腐镰刀菌烯醇生物酶编码基因发掘

近年来, 基因工程技术和合成生物学等学科的高速发展, 为真菌毒素解毒酶的研发和应用提供了更为丰富的技术手段和设计平台。脱氧雪腐镰刀菌烯醇解毒酶的发掘和鉴定演变出更多途径。目前, 解毒酶基因挖掘可分为传统生物酶挖掘方法和新型生物酶挖掘策略(图 2)。

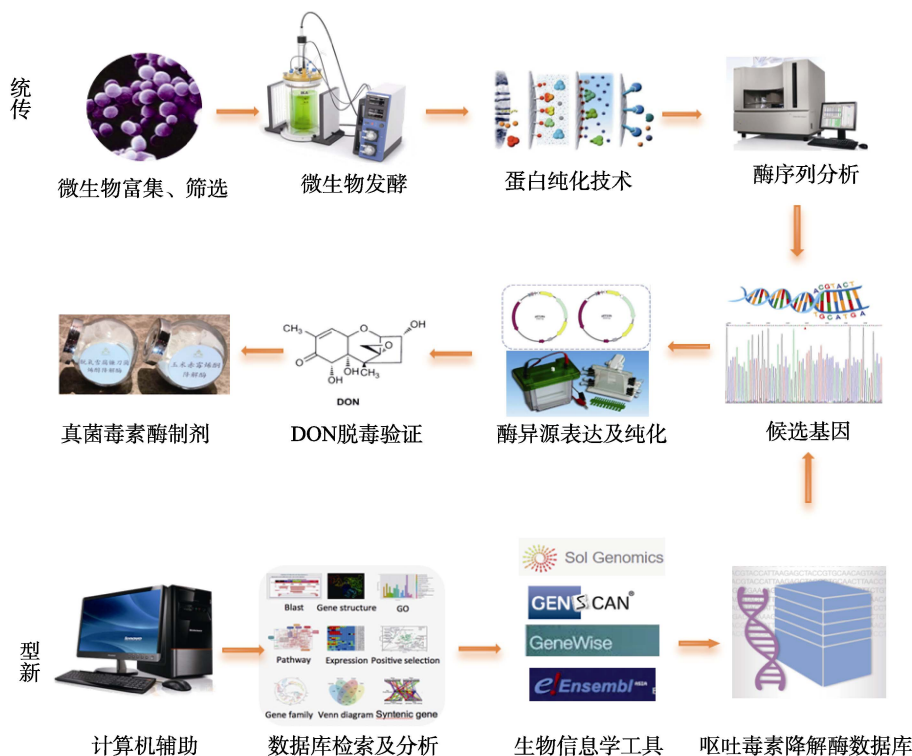


图 2 传统基因挖掘策略和新型基因挖掘策略示意图

Fig.2 Schematic diagram of traditional gene mining strategy and novel gene mining strategy

传统生物酶挖掘策略通过筛选具有降解功能的微生物, 对菌株的蛋白组进行提取、分离与组学分析, 利用蛋白质质谱鉴定技术准确快速地分析并鉴定活性酶组分, 最后通过分子生物学技术鉴定相关基因, 并采用异源表达方法, 逐步筛选获得关键酶基因序列。CARERE<sup>[7]</sup>在 DON 解毒酶发掘研究中, 利用硫酸铵分级沉淀、阴离子交换层析、分子筛层析等蛋白纯化技术从德沃斯氏菌 17-2-E-8 中先后分离获得解毒酶 DepA 和 DepB, 突破性完成 DON 两步差向异构化反应。Feltrin<sup>[23]</sup>通过添加硫酸铵和丙酮等试剂分级沉淀, 利用三

相分配纯化方法, 从米糠 (rice bran) 提取过氧化物酶 (peroxidase) PO 可以降解 DON。Tso 等<sup>[24]</sup>利用醋酸钠和酒石酸等溶剂从蘑菇中分别提取锰过氧化物酶 (MnP) 和木质素过氧化物酶 (LiP), 这两种酶对 DON 的降解率分别为 85.5% 和 67.1%。传统生物酶挖掘方法研究技术成熟, 技术路线清晰, 仍在真菌毒素解毒酶基因挖掘中发挥广泛作用, 但也因其过度依赖于实体样品, 研发周期长, 成本高, 蛋白分离过程复杂、难度较高等, 影响其研发效率。

新型生物酶挖掘策略通过计算机辅助运算对



各大数据库基因组序列及蛋白质信息检索和分析, 利用多种生物信息学软件工具, 归纳并构建生物酶数据库, 预测关键酶候选序列, 并实验验证基因功能, 直至获取新的生物酶基因。He<sup>[10]</sup>等在过去 5 年重点关注 DON 解毒酶基因挖掘工作, 利用比较基因组学和转录组学分析, 结合催化反应所需酶的生化特性, 从菌株中挖掘相关关键酶基因 4 个。Hu<sup>[14]</sup>等通过数据库检索和基因组分析, 从棉花中鉴定出一种乙二醛酶 (SPG) 能够催化 DON 转化为 iso-3A-DON。Qin<sup>[25]</sup>分析枯草芽孢杆菌 SCK6 基因组信息, 发掘一种染料脱色型过氧化物酶 BsDyP, 该酶能够同时降解 AFB1、玉米赤霉烯酮 (ZEN) 和 DON。近年来, 新型挖掘策略已逐渐成为解毒酶挖掘的研究热点, 该方法不受生物实体的限制, 具有基因定位准确、实验成本低、筛选过程快速等特点, 创新性地将基因挖掘与计算机辅助运算有效的交叉融合, 为 DON 新型解毒酶的研发提供了新思路。

### 3 脱氧雪腐镰刀菌烯醇解毒酶分子改造

生物酶分子改造是通过基因工程技术手段人为改造生物酶的结构, 从而期望提高生物酶的催化活性等 (如图 3)。DON 解毒酶定向改造常聚焦于四个方面: 基于解毒酶的保守催化特征, 对活性口袋关键氨基酸进行替换, 能够有效提高酶的生物活性; 引入对酶热稳定性有关键作用的氨基酸残基, 从而提高温度耐受性; 改变酶分子表面电荷分布, 从而扩大 pH 耐受范围, 增强解毒酶环境适应性; 开展融合蛋白和结构优化设计, 拓展解毒酶底物谱, 从而大幅提升解毒酶的通用性和可扩展性, 提高催化效率和对不同反应条件的耐受性。

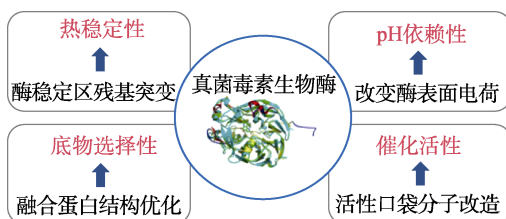


图 3 真菌毒素生物酶分子改造

Fig.3 Molecular modification of mycotoxin biological enzymes

目前, 基于蛋白质结构的 DON 解毒酶功能改

造仍处于起步阶段, 通常借助计算机辅助对蛋白质进行理性设计, 运用定点突变技术来进行碱基替换, 从而实现酶分子改造。Yang<sup>[26]</sup>等获得 PQQ 依赖的脱氢酶 DepA 及其与 PQQ 络合物的两种晶体结构, 通过对两种结构的比较分析, 揭示了辅因子结合的细节和 DON 解毒所必需的区域, 并构建不同长度截断的突变体 DepA\_del(116-119) 等, 发现了 loop 环的改变可能会影响 DON 的结合, 此成果为 DepA 分子改造提供有效突破点。Hu<sup>[14]</sup>等研究了解毒酶 SPG 晶体结构和参与底物结合口袋的关键氨基酸, 并构建毕赤酵母重组突变体 SPG<sup>Y62A</sup>, 使得 DON 及其乙酰化衍生物催化活性提高了 70%。Abraham<sup>[27]</sup>等分析了解毒酶 DepBRleg 结构, 预测其氨基酸 Lys217、Arg290 和 Gln294 与 NADPH 催化结合起关键作用, 并测定该酶将 3-keto-DON 转化为 3-epi-DON 和 DON 的比率分别为 67.2%和 32.8%。Li<sup>[28]</sup>等通过 PDB 数据库分析, 筛选了 40 种脱氢酶, 发现一种山梨糖脱氢酶 SDH 具有 DON 降解能力, 对其进行理性设计改造, 突变体 F103L 对 DON 的催化活性比野生型高 4 倍, F103A 的活性比野生型高 8 倍, 扩大活性口袋是提高 SDH 对 DON 催化效率的有效策略, 并且这种修饰也改变了底物选择性。计算机辅助蛋白质结构分析和分子对接对于 DON 脱毒机理解析及解毒酶功能鉴定起着重要作用。


### 4 结论

本文总结归纳了降解 DON 生物酶种类、降解机制、生物转化位点等, 并从 DON 解毒酶基因挖掘策略和分子改造提升酶性能等方面进行了阐述。目前国内外学者虽然已经发现多种 DON 降解菌, 但只有少数的酶被发现、分离和鉴定, 更缺乏权威的市售脱氧雪腐镰刀菌烯醇酶制剂商业化产品。要进一步探究 DON 降解新机制、挖掘新资源、提升解毒酶性能等, 还待开展相关问题的探索与研究:

①加快开展 DON 降解菌/酶降解机理研究和代谢产物毒理评价, 保障新型解毒酶的应用安全性; ②广泛利用计算机辅助设计, 开展基于解毒酶底物结合位点的分子改造和多种解毒酶融合表达, 提高温度稳定性、扩大底物范围等, 更好解

决多种真菌毒素共同脱毒；③利用人工智能结合解毒酶的晶体结构进行理性设计，开发 DON 解毒酶预测模型，通过机器学习训练，提高解毒酶挖掘及改造效率与性能。未来，如果将人工智能与脱氧雪腐镰刀菌烯醇解毒酶研究跨学科融合，利用精确的人工智能算法高效推进解毒酶基因挖掘、结构修饰和分子改造，不断促进 DON 解毒酶改性提效，并逐步从实验室研究走向酶制剂工业生产，为解毒酶制剂的开发和研制提供有效策略。

### 参考文献：

- [1] YOSHIZAWA T, MOROOKA N. Deoxynivalenol and its monoacetate: new mycotoxins from *fusarium roseum* and moldy barley[J]. *Agricultural & Biological Chemistry*, 1973, 37(12): 2933-2934.
  - [2] YING D, LI Y, XU W, et al. Deoxynivalenol: emerging toxic mechanisms and control strategies, current and future perspectives[J]. *Journal of agricultural and food chemistry*, 2023, 71(29): 10901-10915.
  - [3] 张勇, 杨玉林, 齐莎日娜, 等. 2021 年国内饲料和饲料原料中霉菌毒素污染状况调查[J]. *饲料工业*, 2022, 43(15): 55-58.  
ZHANG Y, YANG Y, QI S, et al. A survey on the mycotoxin contamination of domestic feed and raw materials in 2021[J]. *Feed Industry Magazine*, 2022, 43(15): 55-58.
  - [4] HE W J, SHI M M, YANG P, et al. Novel soil bacterium strain *desulfotobacterium* sp. PGC-3-9 detoxifies trichothecene mycotoxins in wheat via de-epoxidation under aerobic and anaerobic conditions[J]. *Toxins*, 2020, 12(6): 363.
  - [5] ZHANG J, QIN X I, GUO Y P, et al. Enzymatic degradation of deoxynivalenol by a novel bacterium, *pelagibacterium halotolerans* ANSP101[J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2020, 140: 111276.
  - [6] KOHLER A C, SIMMONS B A, SALE K L. Structure-based engineering of a plant-fungal hybrid peroxidase for enhanced temperature and pH tolerance[J]. *Cell Chemical Biology*, 2018: 974-983.
  - [7] CARERE J, HASSAN Y I, LEPP D, et al. The enzymatic detoxification of the mycotoxin deoxynivalenol: identification of DepA from the DON epimerization pathway[J]. *Microbial Biotechnology*, 2017, 11(6): 1106-1111.
  - [8] GAO X J, MU P Q, ZHU X H, et al. Dual function of a novel bacterium, *Slackia* sp. D-G6: dDetoxifying deoxynivalenol and producing the natural estrogen analogue, equol[J]. *Toxins*, 2020, 12(2): 85.
  - [9] 王开萍, 李红卫, 吴娱, 等. 米曲霉 As-W6 脂肪酶的分离纯化及酶学性质研究[J]. *食品工业科技*, 2015, 36(18): 229-232.  
WANG K P, LI H W, WU Y, et al. Study on purification and characterization of a lipase from *aspergillus oryzae* As-W6[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2015, 36(18): 229-232.
  - [10] HE W J, ZHANG L, YI S Y, et al. An aldo-keto reductase is responsible for fusarium toxin-degrading activity in a soil *shingomonas* strain[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 9549.
  - [11] QIN X, ZHANG J, LIU Y, et al. A quinoprotein dehydrogenase from *pelagibacterium halotolerans* ANSP101 oxidizes deoxynivalenol to 3-keto-deoxynivalenol[J]. *Food Control*, 2022(136): 136.
  - [12] CARERE J, HASSAN Y I, LEPP D, et al. The identification of DepB: An enzyme responsible for the final detoxification step in the deoxynivalenol epimerization pathway in *devosia mutans* 17-2-E-8[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1573.
  - [13] HE W J, SHI M M, 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 Chemistry*, 2020, 321: 126703.
  - [14] HU Y, LI H, MIN J, et al. Crystal structure and biochemical analysis of the specialized deoxynivalenol-detoxifying glyoxalase SPG from *gossypium hirsutum*[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022, 200: 388-396.
  - [15] KIMURA M, KANEKO I, KOMIYAMA M, et al. Trichothecene 3-O-acetyltransferase protects both the producing organism and transformed yeast from related mycotoxins cloning and characterization of Tri101[J]. *J Biol Chem*, 1998, 273(3): 1654-1661.
  - [16] LIU Y X, XU L P X, SHI Z Y, et al. Identification of an *acinetobacter pittii* acyltransferase involved in transformation of deoxynivalenol to 3-acetyl-deoxynivalenol by transcriptomic analysis[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 9(263): 115395.
  - [17] POPPENBERGER B, BERTHILLER F, LUCYSHYN D, et al. Detoxification of the fusarium mycotoxin deoxynivalenol by a UDP-glucosyltransferase from *srabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(48): 47905.
  - [18] PASQUET J C, CHANGENET V, MACADRÉ C, et al. A *brachypodium* UDP-glycosyltransferase confers root tolerance to deoxynivalenol and resistance to fusarium infection[J]. *Plant Physiology*, 2016, 172: 559-574.
  - [19] HE Y, WU L, LIU X, et al. TaUGT6, a novel UDP-glycosyltransferase gene enhances the resistance to FHB and DON accumulation in wheat[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11.
  - [20] ITO M, SATO I, ISHIZAKA M, et al. Bacterial cytochrome P450 system catabolizing the Fusarium toxin deoxynivalenol[J]. *Applied & Environmental Microbiology*, 2013, 79(5): 1619-1628.
  - [21] 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.
  - [22] WARTH B, FRUHMANN P, WIESENBERGER G, et al. Deoxynivalenol-sulfates: identification and quantification of novel conjugated (masked) mycotoxins in wheat[J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2015, 407(4): 1033-1039.
  - [23] FELTRIN A C P, GARCIA S D O, CALDAS S S, et al. Characterization and application of the enzyme peroxidase to the degradation of the mycotoxin DON[J]. *Journal of Environmental Science & Health*, 2017, 52(10-12): 777-783.
  - [24] TSO K H, LUMSANGKUL C, JU J C, et al. The potential of peroxidases extracted from the spent mushroom (*flammulina velutipes*) substrate significantly degrade mycotoxin deoxynivalenol[J]. *Toxins*, 2021, 13(1): 72.
  - [25] QIN X, SU X, TU T, et al. Enzymatic degradation of multiple major mycotoxins by dye-decolorizing peroxidase from *bacillus subtilis*[J]. *Toxins*, 2021, 13(6): 429.
  - [26] YANG H, YAN R, LI Y, et al. Structure-function analysis of a quinone-dependent dehydrogenase capable of seoxynivalenol setoxification[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022 (22): 70.
  - [27] ABRAHAM N, SCHROETER K L, ZHU Y, et al. Structure-function characterization of an aldo-keto reductase involved in detoxification of the mycotoxin, deoxynivalenol[J]. *Scientific Reports*, 2022, 8(30): 14737.
  - [28] LI D Y, LIANG G Q, MU P Q, et al. Improvement of catalytic activity of sorbose dehydrogenase for deoxynivalenol degradation by rational design[J]. *Food Chemistry*, 2023, 10(423): 136274. 
- 备注：本文的彩色图表可从本刊官网 (<http://lyspkj.ijournal.cn>)、中国知网、万方、维普、超星等数据库下载获取。