

苗迎春,雷洁,牛蕾蕾,等.提高植物营养器官含油量的研究进展[J].江苏农业科学,2017,45(1):1-5.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.01.001

# 提高植物营养器官含油量的研究进展

苗迎春<sup>1</sup>,雷洁<sup>2</sup>,牛蕾蕾<sup>2</sup>,陈亚东<sup>2</sup>,甘毅<sup>2</sup>

(1.浙江农林大学林业与生物技术学院,浙江杭州 311300; 2.浙江农林大学农业与食品科学学院,浙江杭州 311300)

**摘要:**与油料种子相比,植物营养器官含油量很低。在进化过程中,叶演变为“源”器官,成为高度专化的碳水化合物合成与输出器官。关于能否运用现代转基因技术,快速改造营养器官的功能,使之增强油合成与积累能力的问题,最近一些研究表明,在营养器官中异位表达参与种子油生产的关键基因能够有效地提高营养器官的含油量。本文拟就这一方面的最近研究进展作一简要综述,以供植物脂类研究者参考。

**关键词:**三酯甘油;脂肪酸;代谢途径;营养器官;碳流量;目标基因

**中图分类号:**Q946.4 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2017)01-0001-04

植物油用途广泛,不仅是食用油的主要来源,而且可用于肥皂、表面活性剂、化妆品、涂料、润滑油以及生物柴油的生产。初步估计,食用油的消耗量在2030年之前将翻倍。化学工业界还期望在20年后,植物油能取代40%的原油<sup>[1]</sup>,由此可见,植物油的需求量正在急剧增加。

种子、果实是植物油生产的主要场所,在过去的50年里,很多油料作物的产量得到了大幅度提高,年均遗传增益达1%;同时,人们对种子中的油脂组分进行了有效改良,使之适用于不同的用途<sup>[2-3]</sup>。然而,研究者普遍认为,油料作物产油量的提高难以满足植物油年需求量的增长。因此,探索与构建新型植物油生产的补充体系显得十分必要。

在通常情况下,植物营养组织中的含油量很低,不足种子中的百分之一。然而,在某些逆境条件下或植物衰老过程中,叶片或茎秆中的含油量呈显著增加的趋势。这些事实说明,营养器官中也存在“产油机器”,且在某些特定条件下,其运转效率可以得到加强。那么,能否将油料种子中的高效“产油机器”整合到植物营养器官中从而提高其产油能力呢?已知种子中油的生产涉及3个关键要素:(1)将光合产物有效地转化为脂肪酸;(2)将脂肪酸有效地掺入到甘油骨架上;(3)降低脂肪酸的降解<sup>[4]</sup>。笔者将论述近年来在植物营养器官中异位表达控制上述过程的关键基因增强其产油量的研究进展。

## 1 提高用于脂肪酸合成的碳流量

在成熟叶片中,大约80%的光合产物以蔗糖的形式运输到其他部位,提供植物生长与发育所需的碳源与能量<sup>[5]</sup>。剩余的碳源,一部分在叶绿体中转化为淀粉,而淀粉则在夜间转化为可溶性糖,还有一部分光合产物用于脂肪酸、极性甘油酯

的合成<sup>[6-7]</sup>。

已有研究表明,在营养组织中过表达脂肪酸合成途径中的关键酶基因或转录因子,能加速光合产物向脂肪酸的转化以及油脂的合成<sup>[8]</sup>。丙二酰辅酶A是脂肪酸合成的重要前体,Klaus等发现,丙二酰辅酶A合成途径中的限速酶——乙酰辅酶A羧化酶(ACCase)的过表达可使马铃薯(*Solanum tuberosum*)块茎积累中性的三酰甘油(TAG)<sup>[9]</sup>。随后,Mendoza等在拟南芥中过表达参与种子成熟和油脂积累调控过程的转录因子LEAFY COTYLEDON2(LEC2),发现在营养组织中积累了种子特异的mRNA,并且储存性三酰甘油含量明显增加<sup>[10]</sup>。与此一致的是,异位表达由35S强启动子驱动的LEC2基因,可以有效提升拟南芥和烟草营养组织中的含油量<sup>[11]</sup>。但与此同时,幼苗出现体细胞胚胎发生(somatic embryogenesis)现象,且组织扭曲变形,影响转基因植株的正常生长<sup>[12-13]</sup>。为解决这个问题,Kim等最近尝试通过衰老诱导表达的方式,在拟南芥叶片中过表达LEC2基因,其结果是野生型相比,转基因植株的TAG含量增加了3倍,但未出现明显的生长异常<sup>[14]</sup>。这充分说明,关键基因与合适启动子的有机结合对操控植物营养组织中油脂的合成和积累至关重要。

与LEC2不同,WRINKLED1(WRI1)是主要参与调控脂肪酸及其前体合成的转录因子。WRI1在拟南芥、烟草叶片中过表达可显著提高它们的TAG含量,且在叶片中积累种子特有的二十碳、二十二碳脂肪酸<sup>[15-16]</sup>。最近,Grimberg等利用转录组测序技术,在转录水平上比较分析了分别含有拟南芥、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、杨树(*Populus trichocarpa*)、燕麦(*Avena sativa*)和油莎草(*Cyperus esculentus*)WRI1基因的转基因烟草,结果发现在上述烟草中,与磷酸烯醇式丙酮酸盐、脂肪酸和TAG合成以及淀粉降解有关的基因的表达呈上调趋势,而与光合作用、淀粉合成相关的基因表达呈下调趋势。燕麦WRI1(*AsWRI1*)在烟草叶片中的过表达可使TAG含量达到71 nmol/mg<sup>[17]</sup>(图1)。在单子叶禾本科模式植物二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)中过表达*BdWRI1*,可上调叶片中与糖酵解和脂肪酸合成有关的基因表达,同时使TAG含量增至对照的32.5倍<sup>[18]</sup>。

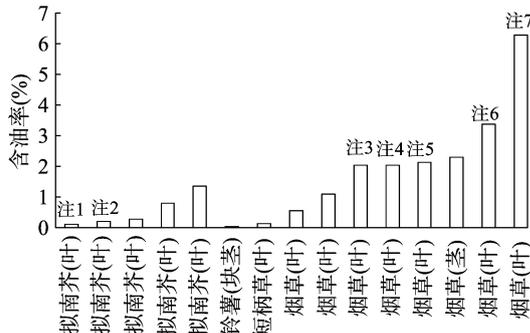
图1表明,在营养组织中过表达参与脂肪酸合成的酶或

收稿日期:2016-05-30

基金项目:浙江省自然科学基金青年项目(编号:LQ15C020002);浙江农林大学科学发展基金(编号:2014FR007)。

作者简介:苗迎春(1988—),女,河南郑州人,硕士研究生,研究方向为油脂代谢分子生物学和生物化学。E-mail:ycm1009714341@163.com。

通信作者:甘毅,讲师,研究方向为油脂代谢分子生物学和生物化学。E-mail:zjuganyi@163.com。



从左至右目标基因分别为RNAi *AGPase*<sup>[15]</sup>、*AtWR11*<sup>[15]</sup>、*RcLEC2*<sup>[11]</sup>、*AtLEC2*<sup>[38]</sup>、*AtLEC2*<sup>[14]</sup>、*ACCase*<sup>[9]</sup>、*BdWR11*<sup>[18]</sup>、*AtWR11*<sup>[16]</sup>、RNAi *MGDI*<sup>[44]</sup>、*PtWR11*<sup>[17]</sup>、*CeWR11*<sup>[17]</sup>、*StWR11*<sup>[17]</sup>、*AtLEC2*<sup>[12]</sup>、*AtWR11*<sup>[17]</sup>、*AsWR11*<sup>[17]</sup>。At—拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)；Rc—蓖麻(*Ricinus communis*)；St—马铃薯(*Solanum tuberosum*)；As—燕麦(*Avena sativa*)；Pt—杨树(*Populus trichocarpa*)；Ce—油莎草(*Cyperus esculentus*)；Bd—二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)。注1—参考文献中列出的TAG含量为1.2 nmol/mg，为了便于比较，在本研究中将其转换为干质量分数，其估算依据假定的TAG平均分子量(885.43)进行；注2~7—参考文献中的TAG含量分别为2.2、23、23、24、38、71 nmol/mg，干质量分数的估算依据同“注1”

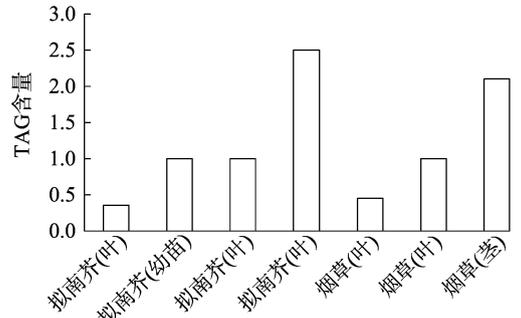
图1 不同植物不同营养器官的含油率

转录因子，可以有效改变碳水化合物代谢流向，促使更多的光合产物转化为油脂。相应地，通过抑制ADP-葡萄糖焦磷酸酶(AGPase)活性降低淀粉的合成可增强碳水化合物向脂肪酸的转化<sup>[15]</sup>。此外，突变*TGDI*或RNAi*MGDI*，阻止脂肪酸转运进入叶绿体用于类囊体膜脂构建，也能够驱动营养器官内的TAG合成<sup>[19]</sup>。尽管这些间接手段也在一定程度上提升了营养组织内的油脂含量，但却是以牺牲叶绿体功能作为代价的，因而在生产实践中还有待进一步完善<sup>[20]</sup>。

## 2 提高营养组织中脂肪酸组装到甘油骨架上的能力

种子中TAG的合成在内质网上进行，其合成能力与脂肪酸掺入到甘油骨架的效率相关<sup>[21]</sup>。在经典的Kennedy途径中，3-磷酸甘油酰基转移酶(GPAT)、溶血磷脂酰基转移酶(LPAAT)和Acyl-CoA:二酰甘油酰基转移酶(DGAT)分别将脂肪酸组装到甘油的sn-1、sn-2和sn-3位置上。DGAT被公认为参与种子油脂合成的关键限速酶<sup>[22]</sup>，且发现衰老叶片中，此酶参与了TAG的合成<sup>[23]</sup>。因此，为了剖析营养组织中脂肪酸组装到甘油骨架上的机制，一些研究致力于调查DGAT基因在组成型表达的启动子(如35S)调控下对植物营养器官中油合成的影响。结果显示，*AtDGAT1*基因在烟草幼苗中的过表达可使其TAG含量增至野生型的5.9倍<sup>[24]</sup>；而在转基因叶片中，TAG含量高达野生型的7倍<sup>[25]</sup>。同时发现，*AtDGAT1*基因在烟草中的过表达可使茎秆中的TAG含量达到干质量的2.1%<sup>[12]</sup>(图2)。另外，DGAT活性的增加促进了超长链脂肪酸在营养组织中的积累。当将莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)的DGAT2基因在拟南芥中异源表达时，可发现转基因拟南芥的叶片中产生的TAG含有二十二碳单烯酸、二十四碳等超长链脂肪酸<sup>[26]</sup>。

近10年的研究发现，磷脂:二酰甘油酰基转移酶(PDAT)在TAG的合成中亦起着重要作用<sup>[27-28]</sup>。当源于叶绿体的脂肪酸被转运到细胞质并经活化生成酰基-CoA后，大部分用于磷脂酰胆碱(PC)、磷脂酰乙醇胺(PE)等磷脂的



从左至右目标基因分别为*CrDGAT2*<sup>[26]</sup>、*CrDGAT2*<sup>[26]</sup>、*AtPDAT1*<sup>[20]</sup>、*AtPDAT1*<sup>[19]</sup>、*AtDGAT1*<sup>[16]</sup>、*AtDGAT1*<sup>[44]</sup>、*AtDGAT1*<sup>[12]</sup>。Cr—莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)；At—拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)

图2 DGA、PDAT 酰基转移酶在植物营养器官中的异位或异源表达对营养器官含油量的影响

合成，它们可成为PDAT酶的底物，其中的脂肪酰基可被转移到二酰甘油分子中形成TAG<sup>[26,29]</sup>。虽然在早前的研究中并未发现PDAT基因的敲除或过表达对拟南芥种子中的油脂含量和脂肪酸组分产生明显的影响<sup>[30-31]</sup>，但是Fan的研究团队最近发现，*PDAT1*基因在叶片中的脂肪酸合成和脂肪酸在“叶绿体-内质网”的分配调节中起到重要作用。*PDAT1*、*Lipins*和*SUGAR-DEPENDENT1(SDPI)*脂酶可协同促进脂肪酸的β-氧化，在维持膜脂的动态平衡中起着重要作用<sup>[19-20,32]</sup>。相应地，在*sdpl*突变体拟南芥中过表达*PDAT1*，可使叶片中TAG含量达到干质量的2.5%<sup>[19]</sup>(图2)。

最近还有研究发现，源自小鼠(*Mus musculus*)的单酰甘油酰基转移酶(MGAT)也可以用来改造植物营养组织中油脂的合成能力。在烟草幼苗中异源表达*MmMGAT1*和*MmMGAT2*基因，可使TAG含量达到野生型烟草的6~9倍<sup>[24]</sup>。

需要指出的是，一些脂肪酰基转移酶(譬如PDAT)在营养组织中的作用在一定程度上有别于其在种子中的功能。因此，提高营养组织中油脂的合成，需要了解营养组织中脂肪酸组装的特殊机制。同时，探究更多物种中酰基转移酶基因的功能，对提高植物营养组织中油脂的合成能力并改善油脂的品质有重要的作用。

## 3 降低脂肪酸和TAG的降解

内质网上合成的TAG，经油体蛋白和单磷脂层的包装，形成脂质体(lipid body)<sup>[33]</sup>。在植物细胞中，脂质体的形成与降解保持着动态平衡。在脂酶作用下脂质体中的TAG发生降解，释放出游离脂肪酸，进入过氧化物酶体发生β-氧化<sup>[32]</sup>。抑制脂酶的活性，预计可以降低TAG的降解。在拟南芥的幼苗、根、茎中，编码SDPI脂酶基因的敲除导致TAG含量增加10倍以上(与野生型拟南芥相比)<sup>[34]</sup>。

类似的，抑制与β-氧化相关的脂肪酸转运过程可以提高营养器官中TAG的含量。已知哺乳动物中的COMPARATIVE GENE IDENTIFICATION-58(CGI-58)可与过氧化物酶体的PEROXISOMAL ABC-TRANSPORTER1(PXA1)蛋白发生互作<sup>[35-36]</sup>。在拟南芥CGI58同源基因的突变体叶片中，TAG的含量增至干质量的0.03%~0.22%，同时亚油酸、亚麻酸等多不饱和脂肪酸含量升高<sup>[35,37]</sup>。而在拟南芥*pxal*突变体中，叶片TAG含量增至干质量的0.03%~

0.95%<sup>[34-35,38]</sup>。不过, *CGI58*、*PXA1* 基因的功能同时丧失并不能进一步增加 TAG 含量<sup>[35]</sup>。另外, 参与脂肪酸降解过程的 *CTS2*、*ACX1/2* 基因的突变亦可导致拟南芥叶片和幼苗中 TAG 含量升高<sup>[38-39]</sup> (图3)。

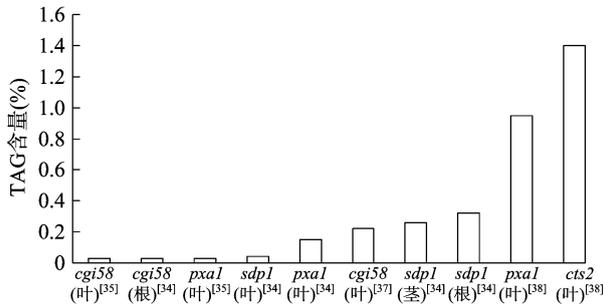
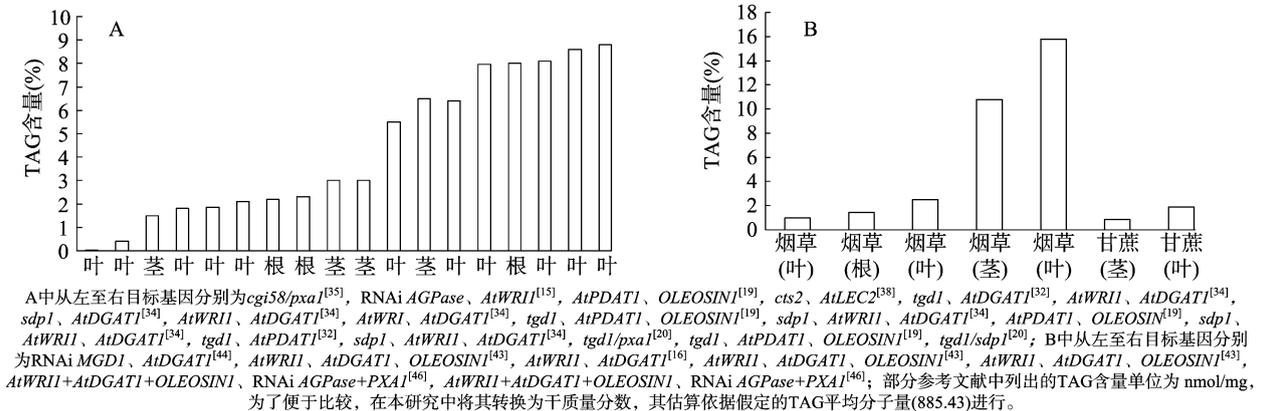


图3 编码脂酶、过氧化物酶体转运蛋白、 $\beta$ -氧化相关蛋白的基因突变对拟南芥营养器官含油量的影响



- [8] Mu J Y, Tan H L, Zheng Q, et al. *LEAFY COTYLEDON1* is a key regulator of fatty acid biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(2):1042–1054.
- [9] Klaus D, Ohlrogge J B, Neuhaus H E, et al. Increased fatty acid production in potato by engineering of acetyl-CoA carboxylase [J]. *Planta*, 2004, 219(3):389–396.
- [10] Mendoza M S, Dubreucq B, Miquel M, et al. *LEAFY COTYLEDON 2* activation is sufficient to trigger the accumulation of oil and seed specific mRNAs in *Arabidopsis* leaves [J]. *FEBS Letters*, 2005, 579(21):4666–4670.
- [11] Kim H U, Jung S J, Lee K R, et al. Ectopic overexpression of castor bean *LEAFY COTYLEDON2 (LEC2)* in *Arabidopsis* triggers the expression of genes that encode regulators of seed maturation and oil body proteins in vegetative tissues [J]. *FEBS Open Bio*, 2013, 4(1):25–32.
- [12] Nookaraju A, Pandey S K, Fujino T, et al. Enhanced accumulation of fatty acids and triacylglycerols in transgenic tobacco stems for enhanced bioenergy production [J]. *Plant Cell Reports*, 2014, 33(7):1041–1052.
- [13] Andrianov V, Borisjuk N, Pogrebnyak N, et al. Tobacco as a production platform for biofuel; overexpression of *Arabidopsis DGAT* and *LEC2* genes increases accumulation and shifts the composition of lipids in green biomass [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2010, 8(3):277–287.
- [14] Kim H U, Lee K R, Jung S J, et al. Senescence-inducible *LEC2* enhances triacylglycerol accumulation in leaves without negatively affecting plant growth [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(9):1346–1359.
- [15] Sanjaya, Durrett T P, Weise S E, et al. Increasing the energy density of vegetative tissues by diverting carbon from starch to oil biosynthesis in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2011, 9(8):874–883.
- [16] Vanhercke T, El Tahchy A, Shrestha P, et al. Synergistic effect of *WR11* and *DGATI* coexpression on triacylglycerol biosynthesis in plants [J]. *FEBS Letters*, 2013, 587(4):364–369.
- [17] Grimberg Å, Carlsson A S, Marttila S, et al. Transcriptional transitions in *Nicotiana benthamiana* leaves upon induction of oil synthesis by *WRINKLED1* homologs from diverse species and tissues [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1):1–17.
- [18] Yang Y, Munz J, Cass C, et al. Ectopic expression of *WRINKLED1* affects fatty acid homeostasis in *brachypodium distachyon* vegetative tissues [J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(3):1836–1847.
- [19] Fan J L, Yan C S, Zhang X E, et al. Dual role for phospholipid:diacylglycerol acyltransferase: enhancing fatty acid synthesis and diverting fatty acids from membrane lipids to triacylglycerol in *Arabidopsis* leaves [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(9):3506–3518.
- [20] Fan J, Yan C, Roston R, et al. *Arabidopsis* lipins, PDAT1 acyltransferase, and SDPI triacylglycerol lipase synergistically direct fatty acids toward biooxidation, thereby maintaining membrane lipid homeostasis [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(10):4119–4134.
- [21] Napier J A, Haslam R P, Beaudoin F, et al. Understanding and manipulating plant lipid composition; metabolic engineering leads the way [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 19(100):68–75.
- [22] Jako C, Kumar A, Wei Y D, et al. Seed-specific over-expression of an *Arabidopsis* cDNA encoding a diacylglycerol acyltransferase enhances seed oil content and seed weight [J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(2):861–874.
- [23] Chapman K D, Dyer J M, Mullen R T. Commentary: Why don't plant leaves get fat? [J]. *Plant Science*, 2013, 207:128–134.
- [24] Petrie J R, Vanhercke T, Shrestha P, et al. Recruiting a new substrate for triacylglycerol synthesis in plants: the monoacylglycerol acyltransferase pathway [J]. *PLoS One*, 2012, 7(4):e35214.
- [25] Bouvier-Navé P, Benveniste P, Oelkers P, et al. Expression in yeast and tobacco of plant cDNAs encoding acyl CoA:diacylglycerol acyltransferase [J]. *European Journal of Biochemistry*, 2000, 267(1):85–96.
- [26] Sanjaya, Miller R, Durrett T P, et al. Altered lipid composition and enhanced nutritional value of *Arabidopsis* leaves following introduction of an algal diacylglycerol acyltransferase 2 [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(2):677–693.
- [27] Xu J, Carlsson A S, Francis T, et al. Triacylglycerol synthesis by *PDAT1* in the absence of *DGATI* activity is dependent on re-acylation of LPC by *LPCAT2* [J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12(1):1–22.
- [28] Bates P D, Ohlrogge J B, Pollard M. Incorporation of newly synthesized fatty acids into cytosolic glycerolipids in pea leaves occurs via acyl editing [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2007, 282(43):31206–31216.
- [29] Bates P D, Fatihi A, Snapp A R, et al. Acyl editing and headgroup exchange are the major mechanisms that direct polyunsaturated fatty acid flux into triacylglycerols [J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(3):1530–1539.
- [30] Stahl U, Carlsson A S, Lenman M, et al. Cloning and functional characterization of a phospholipid:diacylglycerol acyltransferase from *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(3):1324–1335.
- [31] Mhaske V, Beldjilali K, OHLROGGE J, et al. Isolation and characterization of an *Arabidopsis thaliana* knockout line for phospholipid:diacylglycerol transacylase gene (*At5g13640*) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, 43(4):413–417.
- [32] Fan J L, Yan C S, Xu C C. Phospholipid:diacylglycerol acyltransferase-mediated triacylglycerol biosynthesis is crucial for protection against fatty acid-induced cell death in growing tissues of *Arabidopsis* [J]. *Plant Journal*, 2013, 76(6):930–942.
- [33] Chapman K D, Dyer J M, Mullen R T. Biogenesis and functions of lipid droplets in plants [J]. *Journal of Lipid Research*, 2012, 53(2):215–226.
- [34] Kelly A A, van Erp H, Quettier A L, et al. The *SUGAR-DEPENDENT1* lipase limits triacylglycerol accumulation in vegetative tissues of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(3):1282–1289.
- [35] Park S, Gidda S K, James C N, et al. The  $\alpha/\beta$  hydrolase CGI-58 and peroxisomal transport protein PXA1 coregulate lipid homeostasis and signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2013, 25(5):1726–1739.
- [36] Yamaguchi T, Omatsu N, Morimoto E, et al. CGI-58 facilitates lipolysis on lipid droplets but is not involved in the vesiculation of lipid droplets caused by hormonal stimulation [J]. *Journal of Lipid Research*, 2007, 48(5):1078–1089.
- [37] James C N, Horn P J, Case C R, et al. Disruption of the *Arabidopsis* CGI-58 homologue produces Chanarin-Dorfman-like lipid droplet accumulation in plants [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(41):17833–17838.

王梦姣,杨国鹏,乔 帅,等. 植物-根际微生物协同修复有机物污染土壤的研究进展[J]. 江苏农业科学,2017,45(1):5-8.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.01.002

# 植物-根际微生物协同修复有机物污染土壤的研究进展

王梦姣<sup>1,2,3</sup>, 杨国鹏<sup>3</sup>, 乔 帅<sup>3</sup>, 邓百万<sup>2,3</sup>, 陈文强<sup>2,3</sup>

(1. 陕西理工大学陕西省资源生物重点实验室, 陕西汉中 723000; 2. 陕西理工大学陕西省食用菌工程技术研究中心, 陕西汉中 723000; 3. 陕西理工大学生物科学与工程学院, 陕西汉中 723000)

**摘要:**人工合成的有机化学物质具有化学性质稳定、难以降解、使用范围广、具有一定毒副作用及潜在的致畸致癌性,给人类生产生活相关的土壤环境造成严重影响。目前各个国家都已经采取各种措施,从污染治理等方面进行土壤修复,以减缓对环境的伤害,但是这些修复效果均不明显,且成本较高,还可能造成对环境的二次污染。植物修复技术和微生物修复技术是目前土壤污染治理较廉价和有效的手段之一,但这两者的修复过程都存在一些限制因素。本文论述利用土壤-植物-根际微生物的共存关系进行有机物污染土壤修复的2种方式及其原理,并介绍影响联合修复技术的几个因素,讨论今后植物-微生物联合修复技术的研究重点,以期在今后的研究及实际运用中,利用植物-微生物联合修复技术分别发挥植物、微生物修复的优点,达到联合彻底修复土壤、净化土壤的目的。

**关键词:**有机污染物;生物修复;协同修复;植物;根际微生物;互作

**中图分类号:** X53 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)01-0005-04

人们长时间、广泛的使用各种合成有机化学物质,造成了严重的环境问题:大量使用的农药大多数是有机化合物,这些有机化合物严重威胁着农田和水体的安全,已经禁止使用多年的有机氯杀虫剂还能够在土壤中检测出来<sup>[1]</sup>。石油产品多环芳烃(polycyclic aromatic hydrocarbons,简称PAHs)来源于缺氧燃烧、垃圾焚烧和填埋、直接的交通排放,同时伴随轮胎磨损、路面磨损产生的沥青颗粒以及道路扬尘,大量的人类操作破坏了它们在环境中的生物降解、光解等动态降解平衡

状态,最终经过降水等过程残留于农田土壤中,这其中的大部分有机污染物在土壤中性质稳定、难以降解,由于其潜在的致癌性,严重危害农产品安全和人类健康,严重污染了环境<sup>[2-3]</sup>。初步统计,当前世界范围内大约有170万t多氯联苯(polychlorinated biphenyls,简称PCBs)无法降解,直接污染土壤环境<sup>[4]</sup>。目前,很多国家已经从制定严格的使用规范、采取各种措施进行污染治理等方面进行土壤修复,以期减缓污染物对环境的伤害,但是这些修复效果都不明显且成本较高,有的修复技术还可能造成对环境的二次污染。由此可见,有机物污染土壤已成为国内外土壤与环境学界的重点关注对象之一<sup>[5]</sup>。

收稿日期:2015-11-20

基金项目:陕西省教育厅重点科学研究计划(编号:15JS021);陕西理工大学人才启动项目(编号:SLGKYQD2-19)。

作者简介:王梦姣(1987—),女,陕西宝鸡人,博士,讲师,主要从事根际微生物与植物互作及微生物重要功能基因研究。E-mail: amy133253@126.com。

随着技术手段的不断提高,人们发现,植物修复技术、微生物修复技术都能够一定程度上清除环境中有机污染物,且修复成本较低、修复彻底。但是这2种修复技术都在去除

[38] Slocombe S P, Cornah J, Pinfield - Wells H, et al. Oil accumulation in leaves directed by modification of fatty acid breakdown and lipid synthesis pathways[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2009, 7(7): 694-703.

[39] Hernández M L, Whitehead L, He Z, et al. A cytosolic acyltransferase contributes to triacylglycerol synthesis in sucrose - rescued *Arabidopsis* seed oil catabolism mutants[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(1): 215-225.

[40] Fell D A. Understanding the control of metabolism[M]. London: Portland Press, 1997.

[41] Van Erp H, Kelly A A, Menard G, et al. Multigene engineering of triacylglycerol metabolism boosts seed oil content in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2014, 165(1): 30-36.

[42] Xu C, Shanklin J. Triacylglycerol metabolism, function, and accumulation in plant vegetative tissues[J]. *Plant Biology*, 2016, 67(67):

1311-1328.

[43] Vanhercke T, Petrie J R, Singh S P. Energy densification in vegetative biomass through metabolic engineering[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2014, 3(1): 75-80.

[44] Wu H Y, Liu C, Li M C, et al. Effects of monogalactoglycerolipid deficiency and diacylglycerol acyltransferase overexpression on oil accumulation in transgenic tobacco[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2013, 31(5): 1077-1088.

[45] Vanhercke T, El Tahchy A, Liu Q, et al. Metabolic engineering of biomass for high energy density: oilseed - like triacylglycerol yields from plant leaves[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2014, 12(2): 231-239.

[46] Zale J, Jung J H, Kim J Y, et al. Metabolic engineering of sugarcane to accumulate energy - dense triacylglycerols in vegetative biomass[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(2): 661-669.