

侯 瑞,金巧军. 禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 生物合成途径及调控机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2018,46(17):9-13.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.17.002

禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 生物合成途径 及调控机制研究进展

侯 瑞¹, 金巧军²

(1. 贵州大学林学院, 贵州贵阳 550025; 2. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:禾谷镰刀菌是小麦赤霉病的主要病原菌,其侵染小麦主要产生脱氧雪腐镰刀菌烯醇(deoxynivalenol,简称 DON)及其乙酰化衍生物(3Ac-DON/15Ac-DON)和玉米烯酮(zearalenone,简称 ZEN)等真菌毒素。综述国内外对禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 生物合成途径及调控机制的研究进展,对能够调控真菌毒素 DON 生物合成途径的 pH 值、碳源、氮源、过氧化物、信号通路等主要机制进行阐述,为控制禾谷镰刀菌真菌毒素提供参考,并为防治小麦赤霉病提供理论基础。

关键词:禾谷镰刀菌;真菌毒素 DON;环境因子;信号通路;调控机制

中图分类号: S432.1; S435.121.4⁺5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)17-0009-04

小麦赤霉病是世界性病害,在亚洲、欧洲、北美洲等均有大流行的报道^[1]。在我国,该病主要流行于长江中下游冬麦区、华南冬麦区、黄淮流域冬麦区、东北三江平原春麦区等,能够造成全国范围的大面积减产,是我国小麦的主要病害和重点防治对象。小麦赤霉病不但会造成小麦的严重减产,而且可在感病麦粒中产生大量的真菌毒素,不仅影响小麦的品质和质量,而且严重危害人、畜的健康^[2]。真菌在生长极其缓慢、完全停止或遇到外界压力的情况下可产生次生代谢产物——真菌毒素^[3]。禾谷镰刀菌是引起小麦赤霉病的主要病原菌^[4],其产生的真菌毒素主要包括脱氧雪腐镰刀菌烯醇

(deoxynivalenol,简称 DON)和玉米烯酮(zearalenone, ZEN)。单端孢霉烯族化合物(trichothecenes,简称 TCTCs)分为类型 A 和类型 B。类型 A 包含毒素 T-2、HT-2、二乙酰蔗草镰刀菌烯醇(diacetoxyscirpenol,简称 DAS)等;类型 B 包含 DON 及其乙酰化衍生物(3Ac-DON/15Ac-DON)和雪腐镰刀菌烯醇(14-O-acetyl DON-4-nivalenol,简称 NIV)等^[5]。B 型单端孢霉烯族化合物类毒素能够延缓或终止蛋白的生物合成^[3]。ZEN 是在禾谷镰刀菌侵染玉米时检测到的毒素,是唯一对人类来说比较温和的真菌毒素^[6]。单端孢霉烯族化合物和玉米烯酮的化学式见图 1。

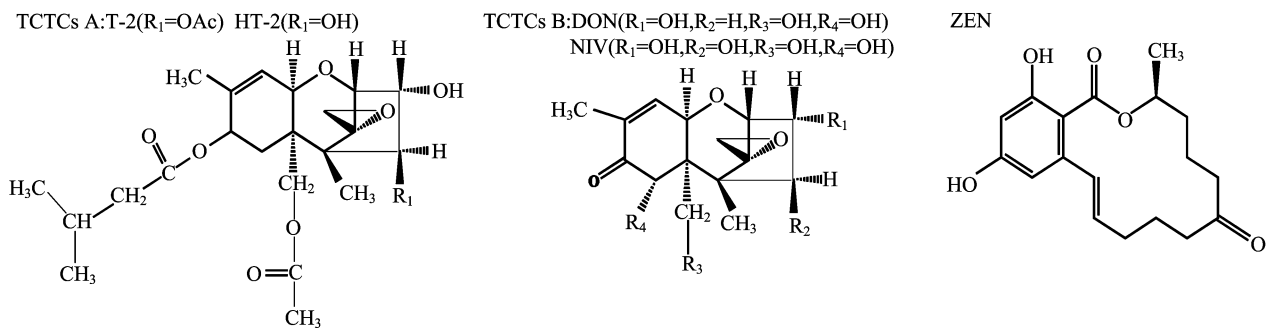


图1 单端孢霉烯族化合物和玉米烯酮的化学式

1 禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 生物合成途径

禾谷镰刀菌中单端孢霉烯前体合成酶基因 *TRI5* 是 DON 生物合成第 1 步的关键酶。*tri5* 基因敲除突变体致病力显著

收稿日期:2017-03-14

基金项目:贵州省留学人员科技创新项目(编号:黔人项目资助合同[2016]23号);贵州大学引进人才项目(编号:贵大人基合字[2015]65号);贵州省科技支撑计划(编号:黔科合支撑[2017]2567)。

作者简介:侯 瑞(1988—),女,陕西延安人,博士,讲师,主要从事植物病害防治研究。E-mail:jiayouhourui123@163.com。

下降,病害症状仅在接种的小穗处发生^[7],表明 DON 毒素的产生并不是初侵染所必须的,但对病原菌在穗部的扩展却非常重要。在过去十多年中,参与 DON 生物合成的 *TRI* 基因都已被鉴定出。除了 *TRI101* 和 *TRI1*~*TRI16* 外,主要的 *TRI* 基因全都在一个 *TRI* 基因簇上(图 2)。其中,*TRI6* 和 *TRI10* 基因调控所有 *TRI* 基因的转录,*TRI6* 基因是主要的转录因子,*TRI10* 基因起次要作用。*TRI6* 可与 *TRI10* 的启动子相结合并控制其表达,*TRI6* 的表达是自我调控的^[8]。*TRI1*、*TRI4*、*TRI11* 基因都能编码 P450 单氧合酶^[9-11]; *TRI3* 基因能够进行 C-15 的乙酰化^[12]; *TRI7* 基因能编码 4-O-乙酰基转移酶^[13]; *TRI8* 基因能够进行 C-3 的脱乙酰化作用^[14]; *TRI12*

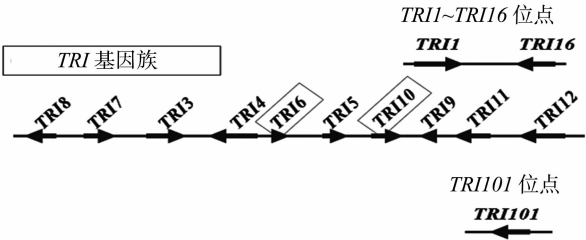


图2 禾谷镰刀菌中参与 DON 生物合成的 TRI 基因分布

基因是单端孢霉烯族毒素输出泵基因,能够参与毒素的转运^[15]; TRI19 基因的功能尚未知; TRI101 基因编码单端孢霉烯乙酰转移酶^[16](表 1)。

表 1 DON 生物合成中心基因和功能

基因名称	基因序列号	氨基酸数量(个)	位置	基因功能
TRI1	FGSG_00071	512	基因片段位置 1 + :249974 ~ 252038	细胞色素 P450 加氧酶
TRI3	FGSG_03534	494	基因片段位置 2 - :3385159 ~ 3386926	C - 15 乙酰基转移酶
TRI4	FGSG_03535	520	基因片段位置 2 + :3382424 ~ 3384391	细胞色素 P450 加氧酶
TRI5	FGSG_03537	375	基因片段位置 2 - :3376420 ~ 3377787	单端孢霉烯合成酶
TRI6	FGSG_03536	223	基因片段位置 2 - :3380557 ~ 3381312	调节基因
TRI7	FGSG_03533	213	基因片段位置 2 - :3387736 ~ 3388594	C - 4 乙酰基转移酶
TRI8	FGSG_03532	445	基因片段位置 2 + :3389805 ~ 3391142	C - 3 脱乙酰基
TRI9	FGSG_03539	43	基因片段位置 2 + :3373747 ~ 3374363	未知
TRI10	FGSG_03538	420	基因片段位置 2 - :3374545 ~ 3375897	调节基因
TRI11	FGSG_03540	492	基因片段位置 2 + :3370910 ~ 3372650	细胞色素 P450 加氧酶
TRI12	FGSG_03541	623	基因片段位置 2 + :3368376 ~ 3370352	外排泵
TRI101	FGSG_07896	451	基因片段位置 4 - :4787565 ~ 4789029	C - 3 乙酰基转移酶

不到^[22-23]。而 pH 值调控 DON 的合成是通过真菌体内高度保守的 pH 值调控系统完成的。pH 值调控系统的核心为 pH 值代谢调节因子 *FgPAC1* 基因(FGSG_12970),也是转录因子基因。敲除禾谷镰刀菌中的 *FgPAC1* 基因可增强酸性条件下早期 TRI 基因的表达和增加 DON 生物合成量的积累。且主要的 TRI 家族调节基因 TRI6 和 TRI10 基因启动子区都有潜在的 *FgPAC1* 基因的结合位点 5' - GCCAAG - 3'^[23-24]。因此,在禾谷镰刀菌中,*FgPAC1* 基因反向调控 TRI 家族基因的表达和 DON 的生物合成。

酵母和丝状真菌中葡萄糖是优先碳源,会被优先吸收利用。只有在环境中没有葡萄糖时,酵母和丝状真菌才会使用其他碳源。如果优先碳源存在,就会抑制相关基因的转录和表达,即碳代谢抑制(carbon catabolite repression,简称 CCR)^[25]。禾谷镰刀菌中,蔗糖能够强烈诱导 TRI4/TRI5 基因的表达和真菌毒素 DON 的生物合成,但葡萄糖不能。同时,在蔗糖作为唯一碳源的培养基中额外加入葡萄糖,不能抑制 DON 的生物合成,说明 CCR 没有参与 DON 的生物合成^[26]。目前,禾谷镰刀菌中也没有关于 CCR 相关调节基因参与 DON 生物合成的相关报道。

胍基丁胺和精氨酸等氮源可强烈诱导禾谷镰刀菌中 TRI5 基因的表达和真菌毒素 DON 的生物合成,但在相关诱导培养基中额外加入铵态氮则能抑制真菌毒素 DON 的生物合成^[27-28]。铵态氮源是优先氮源,因此氮代谢抑制(nitrogen metabolite repression,简称 NMR)参与了 DON 的生物合成。禾谷镰刀菌中氮代谢抑制的调控中心为调节因子 *FgAREA* 基因(FGSG_08634),也是转录因子基因,在铵态氮源缺乏时,

2 真菌毒素 DON 生物合成的调控机制

目前,国内外对真菌毒素 DON 生物合成途径的研究已经比较深入,对此途径和次生代谢的总体调控是人们关注的重点。真菌毒素合成受到内因和外因 2 个方面的调控,即由外界环境因素和体内调控网络的共同调控^[17-18]。对于大多数真菌来说,某一类的环境因子,如 pH 值、碳源、氮源、H₂O₂ 等因子能够和体内一些信号通路共同调节真菌毒素的合成^[19-21]。

禾谷镰刀菌中酸性 pH 值可诱导真菌毒素 DON 生物合成酶 TRI5 基因的表达,从而增强 DON 的生物合成。中性或碱性 pH 值条件下则不能合成 DON, TRI 基因的表达也检测

FgAREA 基因会被诱导表达,使次级碳源能够被利用。敲除禾谷镰刀菌中的 *FgAREA* 基因能够抑制 TRI5、TRI6、TRI10 基因的表达,同时 DON 生物合成量大幅降低^[28-30]。Hou 等发现在禾谷镰刀菌中,*FgAREA* 基因能够与 TRI10 基因直接互作,且主要的 TRI 家族基因启动子区都有潜在的 *FgAREA* 基因的结合位点 5' - HGATAR - 3' (其中 H 代表 A、T、C、R 代表 A 或 G)^[28]。因此,在禾谷镰刀菌中,*FgAREA* 基因正向调控 TRI 家族基因的表达和 DON 的生物合成。参与氮代谢抑制的另一个调节因子 *FgNMRI* 基因(FGSG_07197)在铵态氮源充足时,能够抑制 *FgAREA* 基因的表达。但敲除禾谷镰刀菌中的 *FgNMRI* 基因,对 DON 生物合成并没有影响。同时,Nasmith 等发现禾谷镰刀菌中 TRI6 基因也可以通过 *FgNMRI* 基因的表达来调控 *FgAREA* 基因^[31]。

低浓度的 H₂O₂ 能够刺激禾谷镰刀菌中真菌毒素 DON 的生物合成^[32]。DON 生物合成家族 TRI 基因的表达在禾谷镰刀菌侵染小麦的早期能够被检测到^[33],而氧迸发是植物常见的防卫反应,因此禾谷镰刀菌可能是把寄主产生的活性氧作为一个触发器来刺激 DON 的生物合成,因为 DON 本身也是重要的植物性毒素和毒力因子^[3]。禾谷镰刀菌中,参与过氧化物压力调控相关的转录因子基因为 *FgATF1* (FGSG_10142)、*FgSKN7* (FGSG_06359)、*FgYAPI* (FGSG_08800),虽然这 3 个基因都起着对氧分压容忍的作用,但敲除 *FgATF1* 基因并不能够影响 DON 的生物合成,敲除 *FgSKN7* 基因能够降低 DON 生物合成量,而且降低了 H₂O₂ 对 TRI 基因表达水平的诱导^[34],敲除 *FgYAPI* 基因能够使 DON 生物合成家族 TRI 基因表达量升高,同时 DON 生物合成量大幅增加^[35]。因

此,在禾谷镰刀菌中,*FgSKN7* 基因正向调控 *TRI* 家族基因的表达和 DON 的生物合成,而 *FgYAP1* 基因反向调控 *TRI* 家族基因的表达和 DON 的生物合成。

禾谷镰刀菌中,促分裂原活化蛋白激酶 (mitogen - activated protein kinase,简称 MAPK)、环腺苷酸单磷酸 - 蛋白激酶 A (cyclic adenosine phosphate - protein kinase A,简称 cAMP - PKA)、雷帕霉素 (target of rapamycin,简称 TOR) 等信号通路也都能够调控真菌毒素 DON 的生物合成。MAPK 信号通路能够调节细胞的生长、分化和对环境的应激适应等多种重要的病理过程。禾谷镰刀菌 MAPK 信号通路包含 3 个磷酸化途径——Mgv1、Gpmk1、FgHog1 磷酸化途径。Mgv1 磷酸化途径的 3 个中心激酶基因 [*FgBck1* (FGSG_06326)、*FgMmk2* (FGSG_07295)、*FgMgv1* (FGSG_10313)] 被敲除后都会严重影响禾谷镰刀菌侵染和产毒,突变体仅在接种点发病,几乎检测不到 DON 生物合成量^[36]。破坏 MAPK 信号通路的 Gpmk1 磷酸化途径同样也能够影响病原菌在小麦穗部的定殖和扩展^[37],Gpmk1 磷酸化途径的 3 个中心激酶基因 [*FgSte11* (FGSG_05484)、*FgSte7* (FGSG_09903)、*Fgpmk1* (FGSG_06385)] 被敲除后,DON 生物合成量急剧降低^[36-37]。FgHog1 磷酸化途径能够调控渗透压调节信号,参与 FgHog1 磷酸化途径的中心激酶基因包括 *FgHOG1* (Fg09612)、*FgPBS2* (Fg08691)、*FgSSK2* (Fg00408),这 3 个基因的敲除突变体都能够使 DON 生物合成量降低^[38]。

cAMP - PKA 信号通路能够调控真菌的生长发育和致病机制^[39],禾谷镰刀菌中编码蛋白激酶 A 催化亚基的为 *FgCPK1* (FGSG_07251)、*FgCPK2* (FGSG_08729) 蛋白激酶基因。敲除 *FgCPK1* 基因,禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 生物合成量降低,但敲除 *FgCPK2* 基因,DON 生物合成量并没有明显变化,敲除禾谷镰刀菌中腺苷酸环化酶 *FgFAC1* 基因则不能合成 DON^[40-42]。当培养基中加入环腺苷酸 (cyclic adenosine monophosphate,简称 cAMP) 时,可以刺激 *TRI* 基因表达来诱导 DON 生物合成。额外加入 cAMP 并不能恢复 *tri6* 突变体的表型缺失,但却能恢复 *tri10* 突变体在 DON 生物合成中的表型缺陷。cAMP 的磷酸二酯酶基因为 *FgPDE1* 和 *FgPDE2*。敲除 *FgPDE2* 基因可以激活蛋白激酶 A (protein kinase A,简称 PKA) 的活性并增加 DON 的生物合成量,*FgPDE1* 基因敲除突变体并没有此功能。但双突变体 *Fgtri6 pde2* 菌株不能检测到 DON,双突变体 *Fgtri10 pde2* 菌株 DON 生物合成量显著高于 *tri10* 单突变体,说明在 cAMP - PKA 信号通路调节 DON 生物合成中,*TRI6* 基因是必需的,同时,*FgPDE2* 基因反向调节 DON 生物合成^[43]。

TOR 信号通路在营养物质信号转导中起着重要作用^[44]。但此信号途径唯一的激酶基因 *FgTOR1/2* (FGSG_08133) 可能为致死基因^[36],与此激酶互作的 Tap42 磷酸激酶复合物由 3 个基因 [*FgPP2A* (FGSG_09815)、*FgSIT4* (FGSG_01464)、*FgPPG1* (FGSG_05281)] 编码。其中,*FgPP2A* (FGSG_09815) 基因不能被敲除,*FgSIT4*、*FgPPG1* 基因可以被敲除。敲除 *FgSIT4* 基因不影响 DON 生物合成,但敲除 *FgPPG1* 基因后突变体中检测不到 DON^[45]。

这些信号通路能够影响真菌毒素 DON 生物合成量,说明它们参与调控了 DON 的生物合成。调控机制可能是唯一的,

但绝大多数信号通路应该是把外界环境因子的信号传导给体内的调控机制,从而实现对 DON 生物合成的总体调控。氮源调控 DON 生物合成调控中心转录因子 *FgAreA* 基因能够影响 Gpmk1 的磷酸化水平及 cAMP - PKA 活性水平^[28]。在 TOR 作用下,参与氮代谢的一些基因可以被诱导表达。同时,Audenaert 等发现 *FgAREA* 和 *FgPPG1* 基因突变体在产孢率、致病性和 DON 生物合成量的表型方面都基本一致,可能因为 *FgAreA* 是 *FgPPG1* 的下游元件,共同参与了 TOR 信号途径^[32]。这些数据表明信号通路和代谢途径应该是相互作用共同调控 DON 的生物合成。但目前氮代谢和信号通路的研究较多,其他代谢途径的相关报道较少。

3 展望

禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 不仅能够危害人、畜的健康,还是重要的致病因子,同时也是防治小麦赤霉病的关键。目前,还没有关于控制禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 合成的有效途径。传统防治小麦赤霉病的手段以化学、物理方法为主,但防效甚微,还可能造成化学农药污染。我国关于小麦赤霉病的抗病育种的工作开始的较晚,也没有培育出较强的抗小麦赤霉病品种。因此,借助基因工程相关手段进行小麦赤霉病的防治极其重要,而搞清小麦赤霉病致病菌禾谷镰刀菌真菌毒素 DON 的调控机制对防治小麦赤霉病的扩展和毒素的污染起着重要作用。可以通过控制禾谷镰刀菌 DON 调控机制中的关键基因和关键信号通路来抑制禾谷镰刀菌产生真菌毒素 DON,从而控制禾谷镰刀菌的进一步扩展,起到防治小麦赤霉病和提高粮食安全的作用。

参考文献:

- [1]Goswami R S, Kistler H C. Heading for disaster: *Fusarium graminearum* on cereal crops[J]. Molecular Plant Pathology,2004,5 (6):515 - 525.
- [2]Audenaert K, Vanheule A, Hofte M, et al. Deoxynivalenol: a major player in the multifaceted response of *Fusarium* to its environment [J]. Toxins,2014,6(1):1 - 19.
- [3]Van De Walle J, Sergeant T, Piront N, et al. Deoxynivalenol affects *in vitro* intestinal epithelial cell barrier integrity through inhibition of protein synthesis[J]. Toxicology and Applied Pharmacology,2010,245(3):291 - 298.
- [4]Starkey D E, Ward T J, Aoki T, et al. Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity[J]. Fungal Genetics and Biology,2007,44(11):1191 - 1204.
- [5]Vujanovic V, Ben Mansour M. Chemotaxonomic diagnostics: combining sucrose - water agar with TLC to discriminate *Fusarium graminearum* 3 - acetyl - DON and 15 - acetyl - DON chemotypes [J]. Mycotoxin Research,2011,27(4):295 - 301.
- [6]Qiu J B, Shi J R. Genetic relationships, carbendazim sensitivity and mycotoxin production of the *Fusarium graminearum* populations from maize, wheat and rice in eastern China [J]. Toxins,2014,6(8):2291 - 2309.
- [7]Boenisch M J, Schafer W. *Fusarium graminearum* forms mycotoxin producing infection structures on wheat [J]. BMC Plant Biology,2011,11(1):110.

- [8] Seong K Y, Pasquali M, Zhou X, et al. Global gene regulation by *Fusarium transcription factors Tri6* and *Tri10* reveals adaptations for toxin biosynthesis[J]. *Molecular Microbiology*, 2009, 72(2): 354–367.
- [9] McCormick S P, Harris L J, Alexander N J, et al. *Tri1* in *Fusarium graminearum* encodes a P450 oxygenase [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(4): 2044–2051.
- [10] Menke J, Weber J, Broz K, et al. Cellular development associated with induced mycotoxin synthesis in the filamentous fungus *Fusarium graminearum*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(5): e63077.
- [11] 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]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2007, 353(2): 412–417.
- [12] Tokai T, Takahashi – Ando N, Izawa M, et al. 4 – *O* – acetylation and 3 – *O* – acetylation of trichothecenes by trichothecene 15 – *O* – acetyltransferase encoded by *Fusarium Tri3* [J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2008, 72(9): 2485–2489.
- [13] Chandler E A, Simpson D R, Thomsett M A, et al. Development of PCR assays to *Tri7* and *Tri13* trichothecene biosynthetic genes, and characterisation of chemotypes of *Fusarium graminearum*, *Fusarium culmorum* and *Fusarium cerealis* [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2003, 62(6): 355–367.
- [14] McCormick S P, Alexander N J. *Fusarium Tri8* encodes a trichothecene C – 3 esterase [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(6): 2959–2964.
- [15] Menke J, Dong Y, Kistler H C. *Fusarium graminearum Tri2p* influences virulence to wheat and trichothecene accumulation[J]. *Molecular Plant – Microbe Interactions*, 2012, 25(11): 1408–1418.
- [16] Garvey G S, McCormick S P, Alexander N J, et al. Structural and functional characterization of *TRI3* trichothecene 15 – *O* – acetyltransferase from *Fusarium sporotrichioides* [J]. *Protein Science*, 2009, 18(4): 747–761.
- [17] Yin W, Keller N P. Transcriptional regulatory elements in fungal secondary metabolism[J]. *Journal of Microbiology*, 2011, 49(3): 329–339.
- [18] Tudzynski B. Nitrogen regulation of fungal secondary metabolism in fungi[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 656.
- [19] Yu J H, Keller N. Regulation of secondary metabolism in filamentous fungi[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2005, 43(1): 437–458.
- [20] Kohut G, Ádám A L, Fazekas B, et al. N – starvation stress induced *FUM* gene expression and fumonisin production is mediated via the HOG – type MAPK pathway in *Fusarium proliferatum* [J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2009, 130(1): 65–69.
- [21] Studt L, Humpf H U, Tudzynski B. Signaling governed by G proteins and cAMP is crucial for growth, secondary metabolism and sexual development in *Fusarium fujikuroi* [J]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e58185.
- [22] Gardiner D M, Osborne S, Kazan K, et al. Low pH regulates the production of deoxynivalenol by *Fusarium graminearum* [J]. *Microbiology*, 2009, 155(9): 3149–3156.
- [23] Merhej J, Boutigny A, Pinson – Gadais L, et al. Acidic pH as a determinant of *TRI* gene expression and trichothecene B biosynthesis in *Fusarium graminearum* [J]. *Food Additives and Contaminants Part A Chemistry Analysis Control Exposure and Risk Assessment Food additives and Contaminants*, 2010, 27(5): 710–717.
- [24] Merhej J, Richard – Forget F, Barreau C. The pH regulatory factor Pac1 regulates *Tri* gene expression and trichothecene production in *Fusarium graminearum* [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2011, 48(3): 275–284.
- [25] Ruiz B, Chavez A, Forero A, et al. Production of microbial secondary metabolites; regulation by the carbon source[J]. *Critical Reviews in Microbiology*, 2010, 36(2): 146–167.
- [26] 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 Microbiology Letters*, 2008, 285(2): 212–219.
- [27] Gardiner D M, Kazan K, Manners J M. Nutrient profiling reveals potent inducers of trichothecene biosynthesis in *Fusarium graminearum* [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2009, 46(8): 604–613.
- [28] Hou R, Jiang C, Zheng Q, et al. The AreA transcription factor mediates the regulation of deoxynivalenol (DON) synthesis by ammonium and cyclic adenosine monophosphate (cAMP) signalling in *Fusarium graminearum* [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 16(9): 987–999.
- [29] Min K, Shin Y, Son H, et al. Functional analyses of the nitrogen regulatory gene *areA* in *Gibberella zeae* [J]. *Fems Microbiology Letters*, 2012, 334(1): 66–73.
- [30] Giese H, Sondergaard T E, Sorensen J L. The AreA transcription factor in *Fusarium graminearum* regulates the use of some nonpreferred nitrogen sources and secondary metabolite production [J]. *Fungal Biology*, 2013, 117(11/12): 814–821.
- [31] Nasmith C G, Walkowiak S, Wang L, et al. *Tri6* is a global transcription regulator in the phytopathogen *Fusarium graminearum* [J]. *PLoS Pathogen*, 2011, 7(9): e1002266.
- [32] Audenaert K, Callewaert E, Hofte M, et al. Hydrogen peroxide induced by the fungicide prothioconazole triggers deoxynivalenol (DON) production by *Fusarium graminearum* [J]. *BMC Microbiology*, 2010, 10(1): 112.
- [33] Ilgen P, Haderl B, Maier F J, et al. Developing kernel and rachis node induce the trichothecene pathway of *Fusarium graminearum* during wheat head infection [J]. *Molecular Plant – Microbe Interactions*, 2009, 22(8): 899–908.
- [34] Jiang C, Zhang S J, Zhang Q, et al. *FgSKN7* and *FgATF1* have overlapping functions in ascosporeogenesis, pathogenesis and stress responses in *Fusarium graminearum* [J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(4): 1245–1260.
- [35] Montibus M, Ducos C, Bonnin – Verdal M N, et al. The bZIP transcription factor Fgap1 mediates oxidative stress response and trichothecene biosynthesis but not virulence in *Fusarium graminearum* [J]. *PLoS one*, 2013, 8(12): e83377.
- [36] Wang C F, Zhang S J, Hou R, et al. Functional analysis of the kinome of the wheat scab fungus *Fusarium graminearum* [J]. *PLoS Pathogen*, 2011, 7(12): e1002460.
- [37] Jenczmionka N J, Maier F J, Losch A P, et al. Mating, conidiation and pathogenicity of *Fusarium graminearum*, the main causal agent of the head – blight disease of wheat, are regulated by the MAP kinase gpmk1 [J]. *Current Genetics*, 2003, 43(2): 87–95.

员学锋,邵雅静,卫新东,等. 中国土地污染修复技术研究现状及发展趋势[J]. 江苏农业科学,2018,46(17):13-17.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.17.003

中国土地污染修复技术研究现状及发展趋势

员学锋^{1,2,3}, 邵雅静¹, 卫新东^{1,2,3}, 侯瑞¹, 常金¹, 姚一晨¹

(1. 长安大学地球科学与资源学院, 陕西西安 710054; 2. 国土资源部退化及未利用土地整治工程重点实验室, 陕西西安 710075;

3. 长安大学土地工程学院, 陕西西安 710054)

摘要:土地污染修复是目前生态环境保护面临的重要问题之一,大量重金属的排放造成了土地污染,危害粮食安全以及人类健康。采用各种措施去除污染物、修复污染土地是目前土地科学关注的热点。本文对中国土地污染修复领域 1995—2016 年间发表的文献进行统计,利用文献计量法,揭示了该领域的历史发展过程、主要发文机构以及主要研究方向。随后从工程、物理-化学、生物及修复技术等方面总结了目前国内外的研究现状,全面分析了各种修复技术的特点,指出土地污染修复技术研究未来的发展趋势,即建立土地污染修复技术标准体系、促进多项修复技术联合发展、构建环境友好型修复模式、搭建大数据背景下的土地修复决策支持系统、完善土地污染修复的制度保障及立法体系,以期为进一步开展土地污染修复研究提供理论依据。

关键词:土地污染;修复技术;研究现状;发展趋势

中图分类号: X53 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)17-0013-05

城市化和工农业生产的快速发展使得土地污染频发,土壤污染已成为影响生态环境、耕地质量、食品安全和人类健康的重要因素^[1]。《全国农业可持续发展规划(2015—2030 年)》指出,我国农业内源性污染严重,化肥、农药利用率不到 1/3,农膜回收率不到 2/3,我国土地污染现象广泛存在。2015 年有学者指出“我国已有 1 000 万 hm^2 的耕地重金属超标,因此导致每年粮食产量减少 100 亿 kg ”^[2],粮食减少量只会增加,不会减少。1980—2014 年,我国农业化肥的施用量平均每年增长 135.04%,平均施肥量达 400 kg/hm^2 ,残留的化肥富含多种重金属会危害土壤环境质量和粮食安全,土地

污染问题不断加剧,污染修复工作迫在眉睫。

近年来,随着人们对土地污染修复治理的关注,采用经济可行、环境友好的修复技术对已污染土地进行修复和再利用已成为当务之急。目前,对于土地污染修复技术的研究主要分为 2 个方面:一是针对某种修复技术的研究,二是针对某种土地污染类型的研究。对于国外而言,中国土地污染修复研究才刚刚起步^[3],分析该领域的研究现状及未来的发展趋势至关重要。文献计量分析法可以揭示某一研究领域的发展过程^[4],本文基于国内外在土地污染修复方面的研究成果,结合文献定量统计分析方法,揭示该领域的发展过程、主要发文期刊以及研究方向,通过总结土地污染修复技术的特点、作用机制以及目前的研究热点,提出土地污染修复技术的发展趋势,为今后该领域的相关研究提供一定的参考。

1 数据来源及分析

1.1 数据来源

目前国内学者对于土地污染没有统一的内涵界定,文中

收稿日期:2017-03-29

基金项目:国土资源部退化及未利用土地整治工程重点实验室开放基金(编号:SXDJ2017-4);陕西省重点科技创新团队计划(编号:2016KCT-23)。

作者简介:员学锋(1977—),男,陕西延安人,博士,副教授,硕士生导师,主要从事土地资源调查评价与管理研究。E-mail:zyxfyun@chd.edu.cn。

[38] Zheng D W, Zhang S J, Zhou X Y, et al. The *FgHOG1* pathway regulates hyphal growth, stress responses, and plant infection in *Fusarium graminearum*[J]. *PLoS one*, 2012, 7(11): e49495.

[39] Kronstad J W, Hu G G, Choi J. The cAMP/protein kinase A pathway and virulence in *Cryptococcus neoformans* [J]. *Mycobiology*, 2011, 39(3): 143-150.

[40] Hu S, Zhou X Y, Gu X Y, et al. The cAMP - PKA pathway regulates growth, sexual and asexual differentiation, and pathogenesis in *Fusarium graminearum* [J]. *Molecular Plant - Microbe Interactions*, 2014, 27(6): 557-566.

[41] Blum A, Benfield A H, Stiller J, et al. High-throughput FACS-based mutant screen identifies a gain-of-function allele of the *Fusarium graminearum* adenylyl cyclase causing deoxynivalenol over-production[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2016, 90: 1-

11.

[42] Bormann J, Boenisch M J, Bruckner E, et al. The adenylyl cyclase plays a regulatory role in the morphogenetic switch from vegetative to pathogenic lifestyle of *Fusarium graminearum* on wheat [J]. *PLoS one*, 2014, 9(3): e91135.

[43] Jiang C, Zhang C K, Wu C L, et al. *TRI6* and *TRI10* play different roles in the regulation of deoxynivalenol (DON) production by cAMP signalling in *Fusarium graminearum* [J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(11): 3689-3701.

[44] Wang X, Proud C G. Nutrient control of TORC1, a cell-cycle regulator[J]. *Trends in Cell Biology*, 2009, 19(6): 260-267.

[45] Yu F W, Gu Q, Yun Y Z, et al. The TOR signaling pathway regulates vegetative development and virulence in *Fusarium graminearum*[J]. *New Phytologist*, 2014, 203(1): 219-232.