

# 乳酸菌对真菌毒素的脱毒作用研究进展

黄若琪, 李瑜玲, 杨恩\*

昆明理工大学生命科学与技术学院, 云南 昆明 650500

黄若琪, 李瑜玲, 杨恩. 乳酸菌对真菌毒素的脱毒作用研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(9): 4260-4274.

HUANG Ruoqi, LI Yuling, YANG En. Detoxification of lactic acid bacteria to mycotoxin: a review[J]. Microbiology China, 2023, 50(9): 4260-4274.

**摘要:** 真菌毒素广泛存在于农业产品中, 对人和动物的健康构成巨大威胁。乳酸菌作为一种公认安全的微生物, 在食品生物减毒方面具有巨大的应用潜力, 成本低廉且不会对食品品质及生态环境造成不良影响。文章主要根据近年来国内外研究进展, 阐述乳酸菌对食品和饲料中几种常见真菌毒素的脱毒作用(抑制真菌生长、毒素的吸附和降解), 关注乳酸菌在生物脱毒方面的实际应用, 为乳酸菌在食品保鲜领域的应用提供理论指导。

**关键词:** 乳酸菌; 真菌毒素; 生物脱毒

## Detoxification of lactic acid bacteria to mycotoxin: a review

HUANG Ruoqi, LI Yuling, YANG En\*

Faculty of Life Science and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, Yunnan, China

**Abstract:** Mycotoxins are widely present in agricultural products, posing a severe threat to human and animal health. As a group of recognized safe microorganisms, lactic acid bacteria have great application potential in the biological detoxification of food, with low cost and no adverse impact on food quality and the environment. By reviewing the recent research progress in this field, we introduced the detoxification effects (inhibition of fungal growth and adsorption and degradation of toxins) of lactic acid bacteria on several common mycotoxins in food and feed, with focuses on the practical application of lactic acid bacteria in biological detoxification. This review aims to provide theoretical guidance for the application of lactic acid bacteria in food preservation.

**Keywords:** lactic acid bacteria; mycotoxin; biological detoxification

资助项目: 云南省基础研究专项面上项目(202101AT070070)

This work was supported by the Basic Research Project of Yunnan Province (202101AT070070).

\*Corresponding author. E-mail: yangen@kust.edu.cn

Received: 2023-01-02; Accepted: 2023-04-03; Published online: 2023-05-05

真菌毒素是真菌在新陈代谢过程中产生的一类有害次级代谢物,目前已发现的种类超过300种<sup>[1]</sup>。真菌毒素侵染人和动物后与体内生物大分子结合,抑制蛋白合成,破坏遗传物质,损坏细胞结构<sup>[2]</sup>,进而引起多种临床症状,如儿童发育迟缓、肝肾损伤和免疫力降低,甚至引发癌症<sup>[3]</sup>。在众多的真菌毒素中,黄曲霉素(aflatoxin, AFT)、玉米赤霉烯酮(zearalenone, ZEN)、展青霉素(patulin, PAT)、赭曲霉素 A(ochratoxin A, OTA)、伏马毒素(fumonisin, FB)毒性最大,长期困扰人类,对人类健康和农业经济造成巨大影响<sup>[4]</sup>。

随着科学技术的飞速发展以及生活水平的提高,人类愈发重视食品安全,如何安全高效地去除真菌毒素以保障食品的安全性成为目前的一项研究热点。传统清除真菌毒素的物理化学方法成本较高、操作复杂且效率低下,破坏食品营养成分<sup>[5]</sup>。乳酸菌(lactic acid bacteria, LAB)广泛应用于食品发酵行业,同时是肠道菌群的一部分。因为LAB对真菌毒素脱毒具有毒性低、污染小、特异性强、安全性高等优点,所以具有巨大的发展潜力<sup>[6]</sup>。目前有很多关于LAB清除真菌毒素的报道,主要集中在LAB抑制产毒真菌的生长和毒素的产生以及吸附降解已有的真菌毒素方面。本文总结了近年来LAB对真菌毒素生物脱毒作用的相关报道,并对目前研究的局限性和未来的研究方向作出了展望,以期LAB在真菌毒素清除作用方面的进一步应用提供参考。

## 1 LAB对真菌毒素的作用

LAB是能够利用营养物质代谢产生乳酸的一类革兰氏阳性菌,主要存在于牛奶、乳制品和天然人体肠道菌群中,可作为对抗各种致病菌的抗菌剂,具有作为生物防腐剂的潜力。研

究表明,LAB可以通过抑制产毒真菌生长和中和真菌毒素2种方式进行减毒<sup>[7]</sup>。在LAB生长代谢过程中会产生有机酸、蛋白质和肽等抗真菌物质,使许多LAB具有广谱抗菌活性。根据Zhao等<sup>[8]</sup>的试验表明,LAB合成的乳酸、苯乳酸和乙酸对禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)、黑曲霉(*Aspergillus niger*)、米曲霉(*Aspergillus oryzae*)和黄曲霉(*Aspergillus flavus*)具有抑菌活性;以*A. niger*作为指示菌,当乳酸浓度为30 mg/mL时抑菌率为65.06%,乙酸浓度为15 mg/mL时抑菌率达到66.94%,当2种酸混合时抑菌率高达84.74%。Vimont等<sup>[9]</sup>研究发现罗伊氏乳杆菌代谢生成的罗伊氏菌素浓度为1.38 mmol/L时对酵母菌和丝状真菌具有抑菌作用,而当浓度为6.9 mmol/L时具有杀菌作用。

LAB对已有真菌毒素的减毒作用主要通过吸附和降解,研究最多的是LAB对真菌毒素的吸附作用。其中,磷壁酸、脂磷壁酸、S层蛋白、胞外多糖和肽聚糖的复杂网络在这一过程起着至关重要的作用<sup>[10]</sup>,并且吸附能力与真菌毒素的初始浓度、LAB细胞浓度、菌株种类、食物的复杂性和pH以及培养温度有关<sup>[11]</sup>。然而LAB对真菌毒素的降解作用则通过LAB产生的代谢物和酶实现。

### 1.1 LAB的抗真菌作用

真菌产毒与菌株的生长有关,在真菌生长阶段结束后开始产毒,因此抑制产毒真菌生长能够有效避免真菌毒素的产生。LAB抑制真菌的生长主要通过2种方式:(1)LAB在新陈代谢过程中产生有机酸,如乙酸和乳酸<sup>[12]</sup>,导致环境pH降低,限制细菌和真菌的生长,包括许多致病和变质微生物。(2)LAB在生长代谢的过程中能够合成对真菌生长有抑制作用的抑菌物质,例如有研究报告细菌素或者细菌素样物质对扩展青霉(*Penicillium expansum*)和灰霉菌(*Botrytis*

*cinerea*)等有害菌的生长具有一定的抑制作用<sup>[13]</sup>。乳酸菌及其来源,可抑制真菌,抑菌物质总结如表1所示。

目前 LAB 对病原菌的抑制机制不完全清楚,但大多数研究人员认为抑菌现象是由几个因素共同引起,其中有机酸的产生被认为是 LAB 抑制真菌生长的最重要机制<sup>[26]</sup>。有机酸的抑制作用由未解离分子引起,这些分子在低 pH 环境中占主导地位,会破坏与细胞膜转运和氧化磷酸化相关的细胞基本代谢功能;当 LAB 产生的有机酸进入到食物环境中时,根据食物的 pH,酸的 pKa 和温度导致部分分子解离,而其他分子未解离,未解离的有机酸分子以其疏水性穿过细胞膜在细胞质解离,释放质子降低跨膜质子梯度并中和质子动力,引起细菌内部 pH 降低,导致蛋白质变性失活<sup>[27]</sup>。此外,乳酸可直接渗透到细胞膜中导致细胞内 pH 降低,同时可以增强其他抗菌物质的作用<sup>[28]</sup>。罗伊氏菌素是罗伊氏乳杆菌代谢甘油产生的一种特殊物质,负责 LAB 菌株的各种生物活性。研究表明,罗伊氏菌素对革兰氏阳性和阴性细菌均具有广谱抑菌作用,通过修饰蛋白质和小分子中的巯基基团诱导细胞氧化应激,并抑制 DNA 合成,从而抑制细菌生长<sup>[29]</sup>。有氧条件下,LAB 通过黄素酶氧化乳酸、丙酮酸、 $\alpha$ -甘油磷酸盐或 NADH 产生过氧化氢,由于缺乏过氧化氢酶活性,过氧化氢浓度急剧增加,氧化病原菌膜脂质和蛋白导致病原细胞成分破坏,尤其是细胞膜<sup>[30]</sup>。

LAB 抗菌活性表现的另一种机制由 LAB 产生的细菌素介导。Yang 等<sup>[13]</sup>分离得到 28 株产细菌素的 LAB 菌株,在中和环境 pH 和消除过氧化氢影响后均对李斯特菌(*Listeria monocytogenes*)和沙克乳酸杆菌(*Lactobacillus sakei*)生长有一定抑制作用,且在洋葱上同样具有抑菌作用。细菌素影响细胞膜的完整性,抑制 DNA 和蛋白

质合成。革兰氏阴性和耐药性革兰氏阳性细菌受到物理或化学应激伤害对细菌素敏感,导致细胞质膜功能不稳定<sup>[31]</sup>。细菌素分子最初在膜表面被吸收形成瞬时孔,引起质子动力损失,细胞质子梯度消失,改变细胞膜的渗透性,营养小分子泄漏,影响营养物质的运输和 ATP 的合成,细胞最终失去活力<sup>[32]</sup>。此外,一些细菌素可以引起敏感细胞裂解。在乳酸链球菌素存在的情况下,几个分子与细胞壁脂质结合帮助更多的乳酸链球菌素与细胞膜结合,在膜上形成孔隙;乳酸链球菌素作用需要病原菌膜内外存在电压差,因此与静息细胞相比对生长细胞更有效<sup>[33]</sup>。

## 1.2 LAB 对真菌毒素的脱毒作用

### 1.2.1 LAB 对 AFT 的作用

根据目前已有的研究报道可以确定 AFT 可以与 LAB 细胞壁结合,且具有独立于细胞活性的可逆非共价弱相互作用<sup>[34]</sup>。LAB 细胞壁的成分,如肽聚糖、碳水化合物和蛋白质等利用自身官能团与 AFT 发生物理吸附、离子交换以及络合作用<sup>[35]</sup>。根据 Chlebicz 等<sup>[36]</sup>报道乳酸杆菌的细胞壁肽聚糖、多糖和磷壁酸主要通过疏水相互作用结合 AFB<sub>1</sub>。LAB-AFT 复合物的稳定性是衡量 LAB 作为解毒剂的有效性的一个重要指标。Martínez 等<sup>[37]</sup>研究发现鼠李糖乳杆菌(*Lactobacillus rhamnosus*) RC007 能够吸附牛奶中 61% 的 AFB<sub>1</sub>,形成的复合物具有一定的稳定性,而且在共培养过程中,乳杆菌能够生成胞外酶降解 AFB<sub>1</sub> 为毒性更小的化合物;他们同时揭示了 AFT 的降解是基于降解剂的 AFT 羟基化、环氧化、还原、脱氢的过程。但目前关于 LAB 清除 AFT 的研究主要集中在 LAB 的吸附作用,无论细胞活性如何,LAB 都具有吸附 AFT 的能力,其中灭活 LAB 细胞对 AFT 的吸附率更高<sup>[38]</sup>。例如,Tian 等<sup>[39]</sup>研究发现,与活菌相比,灭活植物乳杆菌(*Lactiplantibacillus*

表 1 LAB 的抗真菌特性

Table 1 Antifungal properties of lactic acid bacteria

Source	LAB	Fungi	Antifungal substance	References
Fermented milk product	<i>Lactobacillus plantarum</i> , <i>Furfurilactobacillus mii</i> , <i>Lentilactobacillus parabuchneri</i>	<i>Aspergillus clavatus</i> , <i>Penicillium caseicolum</i> , <i>Mucor racemosus</i>	Fatty acids, acetate	[14]
Cocoa bean	<i>Lactobacillus fermentum</i> , <i>Lactobacillus plantarum</i>	<i>Aspergillus flavus</i> , <i>Penicillium citrinum</i> , <i>Aspergillus niger</i> , <i>Aspergillus fumigatus</i>	Phenyllactic acid	[15]
Yogurt	<i>Lactobacillus reuteri</i>	<i>Penicillium Chrysogenum</i> , <i>Mucor racemosus</i>	Reuterin	[9]
Sourdough	<i>Lactobacillus plantarum</i>	<i>Fusarium verticillioides</i> , <i>Fusarium graminearum</i> , <i>Fusarium moniliformis</i> , <i>Penicillium roqueforti</i> , <i>Penicillium camemberti</i> , <i>Penicillium expansum</i> , <i>Aspergillus parasiticus</i> , <i>Aspergillus niger</i>	Gallic acid, caffeic acid, syringic acid	[16]
Barley	<i>Lactobacillus plantarum</i>	<i>Penicillium expansum</i>	Organic acid	[17]
Fermented cassava	<i>Lactobacillus pentosus</i> , <i>Lactobacillus plantarum</i> , <i>Lactobacillus brevis</i> , <i>Lactobacillus delbrueckii</i> , <i>Lactococcus lactis</i> , <i>Lactobacillus fermentum</i> , <i>Leuconostoc mesenteroides</i>	<i>Penicillium oxalicum</i> , <i>Aspergillus niger</i>	Lactic acid	[18]
Algerian raw milk samples and traditional fermented product	<i>Lactobacillus plantarum</i> , <i>Lactobacillus paracasei</i> , <i>Leuconostoc mesenteroides</i>	<i>Mucor racemosus</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Yarrowia lipolytica</i> , <i>Aspergillus</i> , <i>Aspergillus flavus</i> , <i>Paecilomyces</i>	Lactic acid, acetic acid	[19]
Food samples from Argentina and Peru	<i>Pediococcus pentosaceus</i> , <i>Leuconostoc mesenteroides</i> , <i>Lactocaseibacillus paracasei</i> , <i>Lactobacillus paracasei</i> , <i>Companilactobacillus farciminis</i> , <i>Levilactobacillus brevis</i>	<i>Aspergillus flavus</i> , <i>Aspergillus parasiticus</i> , <i>Aspergillus carbonarius</i> , <i>Aspergillus niger</i> , <i>Aspergillus welwitschiae</i> , <i>Aspergillus steynii</i> , <i>Aspergillus westerdijkiae</i> , <i>Penicillium verrucosum</i>	No data	[20]
Malaysian fermented foods	<i>Leuconostoc mesenteroides</i> , <i>Lactobacillus plantarum</i> ,	<i>Aspergillus niger</i> , <i>Aspergillus parasiticus</i> , <i>Penicillium roqueforti</i> , <i>Eurotium rubrum</i> , <i>Monilia sitophila</i>	Low molecular peptides	[21]
Wheat	<i>Lactobacillus rhamnosus</i>	<i>Aspergillus flavus</i> , <i>Aspergillus parasiticus</i>	Lactic acid, acetic acid	[22]
Date processing waste	<i>Lactobacillus rhamnosus</i>	<i>Penicillium chrysogenum</i> , <i>Aspergillus niger</i>	Lactic acid	[23]
Traditional Egyptian buttermilk	<i>Lactobacillus</i> spp.	<i>Aspergillus parasitica</i> , <i>Aspergillus flavus</i> , <i>Aspergillus carbonarius</i>	Organic acid, hydrogen peroxide	[24]
Silage, cucumber, apple, soil	<i>Lactobacillus plantarum</i>	<i>Aspergillus parasiticus</i> , <i>Aspergillus flavus</i>	Hydrogen peroxide	[25]

*plantarum*)对 AFB<sub>1</sub> 具有更强的结合能力, 这项研究表明热处理可能导致膜蛋白、肽聚糖变性以及细胞壁多糖降解, 使细胞壁通透性增加; 而酸处理通过破坏糖苷键引起多糖变性, 释放出可能转化为醛的单体, 同时水解蛋白为小肽; 这些事件均可导致 LAB 细胞壁的肽聚糖层被破坏, 暴露主要由磷脂双层组成的受损质膜并释放细胞内成分, 增加 AFT 结合位点。

LAB 和 AFT 之间的结合本质上是可逆的, 复合物的稳定性主要取决于菌株、处理方式和环境条件。Ismail 等<sup>[40]</sup>的研究表明, 当牛奶中 AFM<sub>1</sub> 的浓度为 0.1 μg/L 时, *L. plantarum* NRRLB-4496、瑞士乳杆菌(*Lactobacillus helveticus*) ATCC 12046 和乳酸乳球菌(*Lactococcus lactis*) JF3102 对 AFM<sub>1</sub> 的吸附率分别为 85%、77%和 73%; 当用磷酸缓冲液洗涤 3 次后, 约 20%–30% 的毒素被释放。Danial 等<sup>[41]</sup>认为不同 LAB 对 AFT 的吸附差异可能是由于不同菌株的细胞壁及细胞膜结构存在差异。Møller 等<sup>[42]</sup>研究发现活菌与灭活菌结合 AFT 效果差异显著, 同时受到 pH、孵育时间、菌株以及所用基质(牛奶或

磷酸钾缓冲液)的影响。

AFT 的微生物降解是指 AFT 的呋喃环或香豆素结构的修饰。Ślizewska 等<sup>[43]</sup>已经报道了关于副干酪乳杆菌(*Lactobacillus paracasei*) LOCK0920、短乳杆菌(*Lactobacillus brevis*) LOCK0944、*L. plantarum* LOCK0945 发酵 24 h 后对 AFB<sub>1</sub> 的降解率可达 60%以上。此外, Zhang 等<sup>[44]</sup>发现 *L. helveticus* FAM22155 在固态发酵过程中产生某些活性蛋白共同或单独降解 AFB<sub>1</sub> 生成其他物质。根据 Liu 等<sup>[45]</sup>的说法, 从发光小蜜环菌(*Armillariella tabescens*)中分离纯化得到的 AFT 解毒酶首先将 AFB<sub>1</sub> 转化为 AFB<sub>1</sub> 的环氧衍生物, 然后在过氧化氢存在下发生脱环氧化形成二氢二醇 AFB<sub>1</sub>。Afsharmanesh 等<sup>[46]</sup>发现枯草芽胞杆菌(*Bacillus subtilis*)的氧化还原酶同样可以打破 AFB<sub>1</sub> 的内酯环, 从而形成双氧环。Eshell 等<sup>[47]</sup>报道了 AFB<sub>1</sub> 降解的另一种机制, 据他们的研究表明红平红球菌(*Rhodococcus erythropolis*)产生酶催化修饰 AFB<sub>1</sub> 香豆素部分中内酯环双键的还原, 随后内酯环脱羧产生 AFD<sub>1</sub>。AFB<sub>1</sub> 的生物转化如图 1 所示。

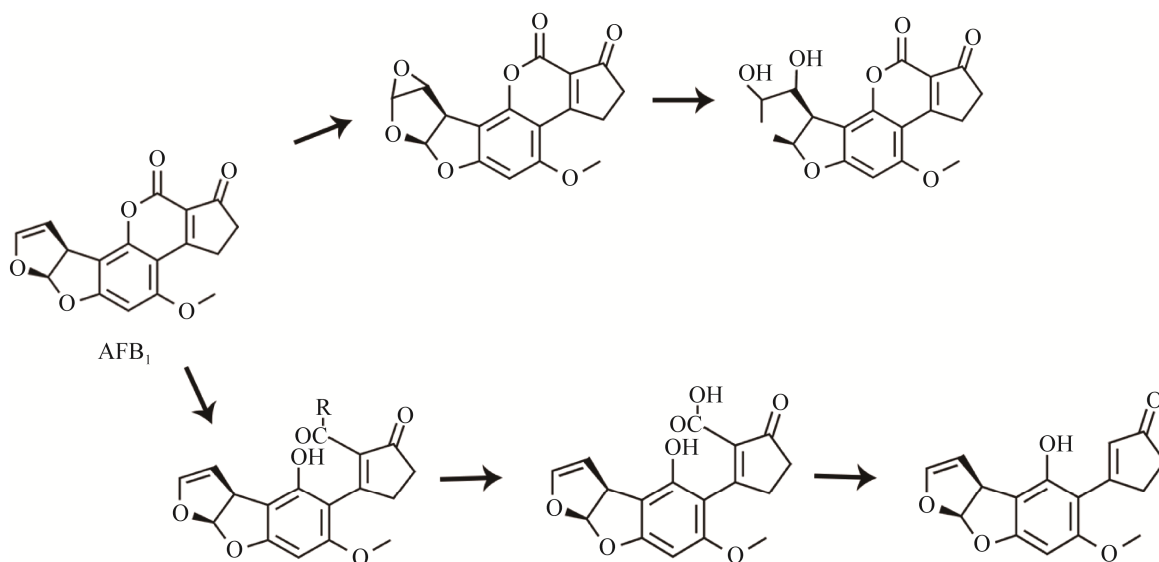


图 1 AFB<sub>1</sub> 的生物转化

Figure 1 Biotransformation of AFB<sub>1</sub>.

### 1.2.2 LAB 对 ZEN 的作用

根据 Król 等<sup>[48]</sup>的说法, 乳酸杆菌对 ZEN 的吸附是一个非线性过程, 涉及快速生物吸附和生物转化 2 个过程。ZEN 可与 LAB 细胞表面蛋白、肽聚糖相互作用从而被细胞壁吸附, 或与细胞内蛋白相互作用被吸收到细菌细胞内<sup>[7]</sup>。LAB 结构的独特性使得 ZEN 的吸附具有特异性。Zhao 等<sup>[49]</sup>评估了 27 株 *L. plantarum* 对 ZEN 的吸附能力, 结果表明 27 株菌对 ZEN 的吸附能力各不相同, 在 1.72%–47.80% 之间, 且 ZEN 的去除效率受到细菌密度、毒素初始浓度、细菌活力和孵育温度等因素影响。有研究表明 LAB 吸附 ZEN 主要依靠细胞壁蛋白及脂质, 通过疏水相互作用结合 ZEN, 而 LAB 细胞壁多糖并不影响 ZEN 的结合, 氢键不参与 LAB 对 ZEN 的相互作用<sup>[50]</sup>。

ZEN 具有特征性大环内酯结构, 可通过物理化学或生物因素水解, 据 Vekiru 等<sup>[51]</sup>报道, 破坏 ZEN 内酯环后的水解产物未表现出雌激素活性, 因此内酯键的破坏被认为是降低 ZEN 毒性的有效作用机制。Wang 等<sup>[52]</sup>认为高酯酶活性的微生物具有减少 ZEN 污染的潜力, 因此筛选具有酯酶活性的菌株检测对 ZEN 的降解能力, 最终得到一株具有高酯酶活性且对 ZEN 降解能力强的短小芽孢杆菌(*Bacillus pumilus*) ES-21; ZEN 在酯酶作用下内酯环裂解, 随后发

生脱羧反应, 得到无雌激素活性的降解产物。Chen 等<sup>[53]</sup>的研究表明了相似的结果, 从消化道筛选的 3 株高酯酶活性 LAB 通过吸附降低 ZEN 浓度, 随后酯酶介导 ZEN 降解。ZEN 的生物转化如图 2 所示。

### 1.2.3 LAB 对 PAT 的作用

LAB 减少 PAT 主要通过细胞壁吸附和胞内/外酶降解<sup>[54]</sup>。LAB 细胞壁主要由肽聚糖层组成, 覆盖磷壁酸、S 层蛋白和多糖, 普遍认为蛋白和磷壁酸参与 PAT 的吸附<sup>[55]</sup>。Bahati<sup>[56]</sup>等在研究 LAB 对 PAT 的吸附作用时同样发现, 与肽聚糖层相比, 碱性氨基酸、硫醇和酯类化合物是 PAT 吸附的决定因素, 主要涉及 C=O、N-H、C-H 和 N-O 与 PAT 的相互作用。Ngea 等<sup>[57]</sup>研究发现 LAB 细胞吸附 PAT 的能力受到环境因素的影响, 包括细菌浓度、PAT 初始浓度、pH 和孵育时间。此外, Zoghi 等<sup>[58]</sup>报道 *L. plantarum* 和嗜酸乳杆菌(*Lactobacillus acidophilus*) 从苹果汁中去除 PAT 的能力与一些益生元的存在有关, 如冷藏 6 周的苹果汁中添加低聚果糖和抗坏血酸后, LAB 对 PAT 的清除率最高能达到 91.23%。

微生物或生物酶通过破坏 PAT 的内酯环或半缩醛环, 分别产生低毒性的 desoxypatulinic acid (DPA) 和 E/Z-ascladiol, 实现对 PAT 的降解<sup>[59]</sup>。根据本实验室已有研究结果, 从云南传统市

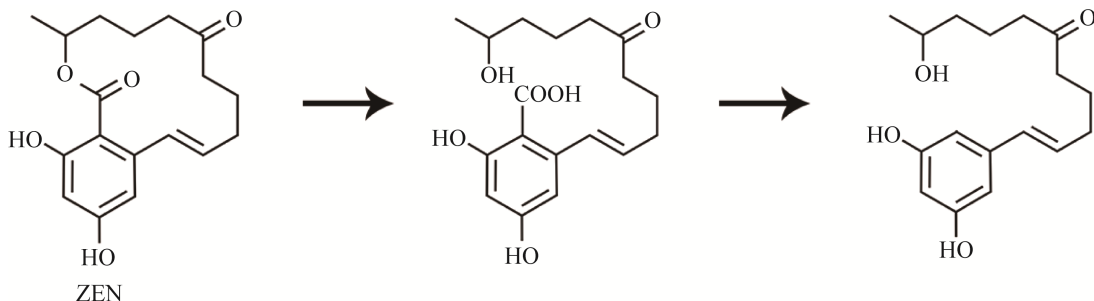


图 2 ZEN 的生物转化

Figure 2 Biotransformation of ZEN.

场购买的乳饼中分离得到 5 株具有高效降解 PAT 能力的菌株, 其中 4 株为 *L. plantarum*, 1 株为乳酸片球菌(*Pediococcus acidilactici*); 5 株菌细胞壁对 PAT 具有一定的吸附能力, 但主要通过分泌胞外蛋白降解 PAT<sup>[60]</sup>。由酵母介导的 PAT 降解途径涉及 PAT-内酯环的水解, 随后 C-5/C-7 双键被还原最后脱水产生 DPA<sup>[61]</sup>。Zheng 等<sup>[5]</sup>报道干酪乳杆菌(*Lactobacillus casei*) YZU01 经 PAT 诱导可产生高效降解 PAT 的胞外酶, 且在该细菌清除 PAT 中发挥关键作用。由酶介导的 PAT 降解为 E/Z-ascladiol, 主要通过断裂吡喃环 C4 处的 C-O 键开环转化为 E/Z-ascladiol, 其中 Z-ascladiol 为 E-ascladiol 的非酶促异构化产物<sup>[59]</sup>。PAT 的生物转化如图 3 所示。

#### 1.2.4 LAB 对 OTA 的作用

LAB 细胞壁可通过细胞表面疏水性、电子供体/受体和路易斯酸碱相互作用与 OTA 结合, 且这种结合能力可以通过诱变/遗传操作或添加促进结合化合物进一步增强。Zheng 等<sup>[62]</sup>的研究同样表明 LAB 主要通过吸附实现对 OTA 的解毒, 胞内和胞外酶均未显示出对 OTA 的降解作用, 并且在吸附过程中受环境温度和 pH 影响较大。这可能是因为在不同温度和 pH 下 LAB

生长状态和 OTA 清除位点活性具有差异。在最近的一项研究中也出现了类似的结果, Luz 等<sup>[11]</sup>研究发现约氏乳杆菌(*Lactobacillus johnsonii*)、保加利亚乳杆菌(*Lactobacillus bulgaricus*)、唾液乳杆菌(*Lactobacillus salivarius*) 在 pH 值为 3.5 的 MRS 培养基中使 OTA 含量降低 17% 左右; 当 pH 值为 6.5 时清除效果受到显著影响, 降低至 1.6%–4.4%, 因此作者推断 LAB 对 OTA 的吸附作用直接受到 pH、细菌密度和细菌种类的影响。

在最近的一项分析西藏开菲尔谷物中 LAB 对 OTA 解毒机制的研究中, 发现 OTA 的酰胺键可以被 LAB 细胞内部或附着在细胞上的细胞活性物水解释放出无毒降解产物 OT $\alpha$  和苯丙氨酸<sup>[63]</sup>。以前的研究已经证明 OTA 水解由一些肽酶以不同程度的效率介导, 如来自牛胰腺的羧肽酶 A<sup>[64]</sup>、来自酵母菌的羧肽酶 Y<sup>[65]</sup>、商业脂肪酶和酰胺酶<sup>[66]</sup>。进一步分析 OTA 去除的机制, 发现吸附和降解均能去除 OTA, 其中吸附起主要作用<sup>[63]</sup>。Taroub 等<sup>[67]</sup>研究发现在葡萄中, LAB 对 OTA 的解毒是因为菌体本身而非产生的代谢物, 同时发现 LAB 在 MRS 培养基中对 OTA 的解毒能力远高于在 PBS 中, LAB 菌株可能在不同培养基中的代谢机制不同。OTA 的生物转化如图 4 所示。

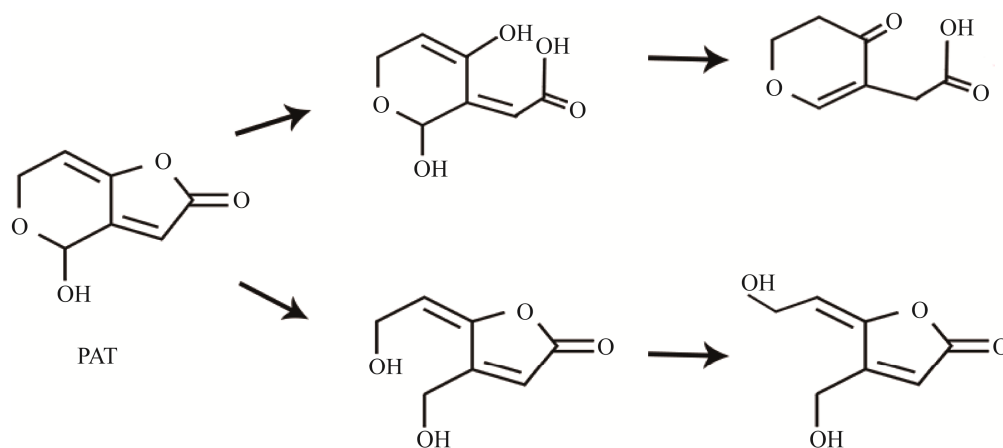


图 3 PAT 的生物转化

Figure 3 Biotransformation of PAT.

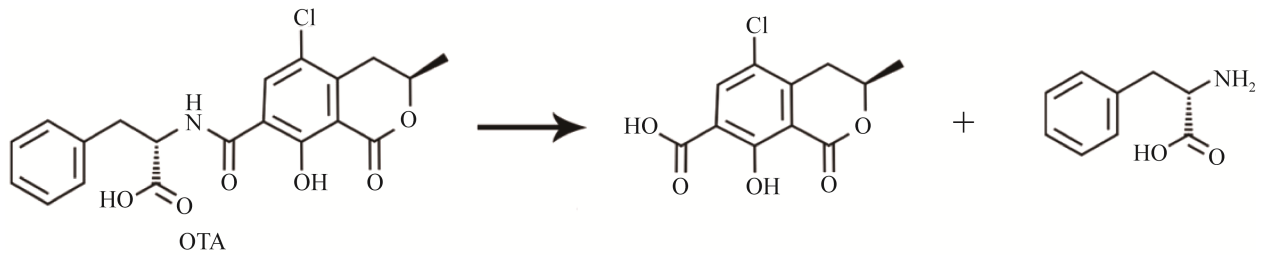


图4 OTA的生物转化

Figure 4 Biotransformation of OTA.

### 1.2.5 LAB对FB的作用

在各种FB中,FB<sub>1</sub>和FB<sub>2</sub>是对动物健康造成不利影响的主要饲料污染物。LAB对FB<sub>1</sub>和FB<sub>2</sub>的结合取决于细胞壁完整的肽聚糖结构而非表面脂质、多糖及蛋白,且受到环境温度、pH、孵育时间的显著影响<sup>[68]</sup>。N-乙酰氨基葡萄糖和N-乙酰胞壁酸通过 $\beta$ -1,4糖苷键交替构成肽聚糖主链,并与短肽交联。肽桥的特定氨基酸序列导致肽聚糖的分子结构随细菌种类变化而变化,这就可以解释不同菌株在结合FB方面的不同效率。Niderkorn等<sup>[69]</sup>认为与乳酸杆菌属相比,链球菌属的结合效率更高可能是因为肽桥的氨基酸序列不同,乳酸杆菌属肽桥为2-3个丙氨酸,而在链球菌属的肽桥为天冬氨酸。

Dawlal等<sup>[70]</sup>利用荧光染料将LAB细胞表面与FB<sub>1</sub>、FB<sub>2</sub>的相互作用可视化,发现LAB与FB之间的相互作用是结合而非生物代谢,且失活细胞表现出更强的结合能力;细胞壁的物理化学结构性质由其结构、表面成分的化学性质和表面大分子的构象决定,热处理导致LAB细胞壁中的成分变性或解体,使得细胞壁更多组分成为FB<sub>1</sub>和FB<sub>2</sub>的有利结合位点;一般而言细胞壁表面积越大,结合能力越强,而相较于研究中的德氏乳杆菌(*Lactobacillus delbrueckii*)和*L. plantarum*而言,静电势对LAB活细胞结合

毒素的能力影响更大,使得具有更大细胞表面积*L. delbrueckii*对FB<sub>1</sub>和FB<sub>2</sub>的结合亲和力低于*L. plantarum*;除了LAB自身结构外,FB表面静电势和化学结构差异导致不同分子在LAB细胞壁上有不同的优先结合位点,而FB<sub>1</sub>相较于FB<sub>2</sub>结构上额外多了一个羟基,额外羟基和羧基形成氢键导致空间构象变化,限制FB<sub>1</sub>与LAB细胞壁的结合;然而在这项研究中,因为FB<sub>1</sub>和FB<sub>2</sub>发出相同的荧光,菌株之间未观察到可视化差异;同时作者探讨认为LAB细胞与FB之间的相互作用主要由长程(空间和静电相互作用)和短程(范德华力、路易斯酸碱作用、氢键和生物特异性相互作用)力介导。

FB是多氢醇和丙三羧酸组成的双酯类化合物,在酶促反应过程中,羧酸酯酶可以释放出主要导致FB毒性的2个三羧酸部分,得到水解产物HFB<sup>[71]</sup>。Gu等<sup>[72]</sup>利用猪上皮细胞和猪外周血单核细胞调查研究了FB<sub>1</sub>和HFB<sub>1</sub>的毒性作用,结果表明HFB<sub>1</sub>毒性弱于FB<sub>1</sub>,酶促降解FB<sub>1</sub>为HFB<sub>1</sub>可能是减少猪肠道炎症的有效策略。FB<sub>1</sub>的生物转化如图5所示。

LAB细胞壁与真菌毒素的相互作用如图6所示,其中ZEN主要与细胞膜的S层蛋白和肽聚糖层结合,PAT主要与磷壁酸结合,AFB<sub>1</sub>主要与肽聚糖、多糖和磷壁酸结合,FB<sub>1</sub>主要与肽聚糖层结合。



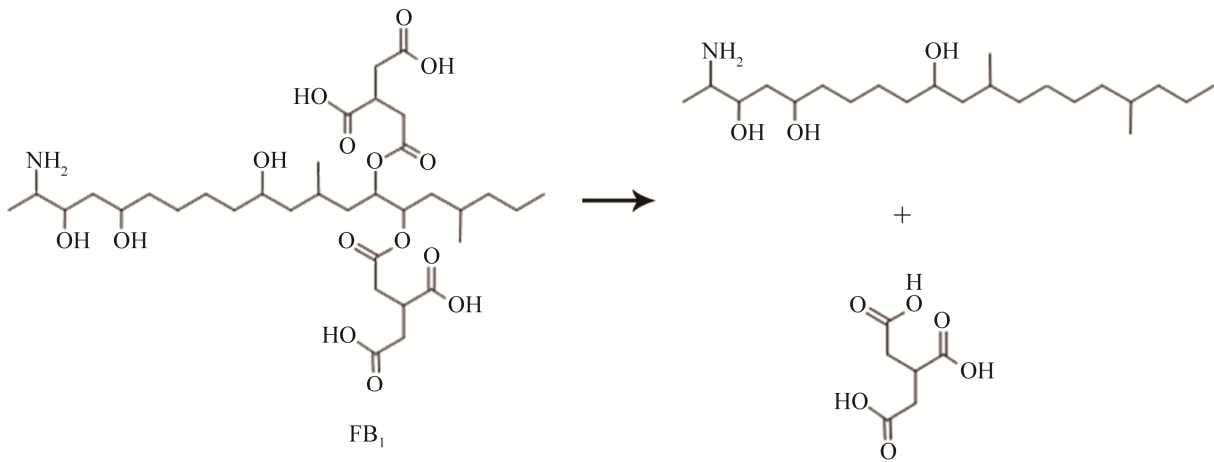
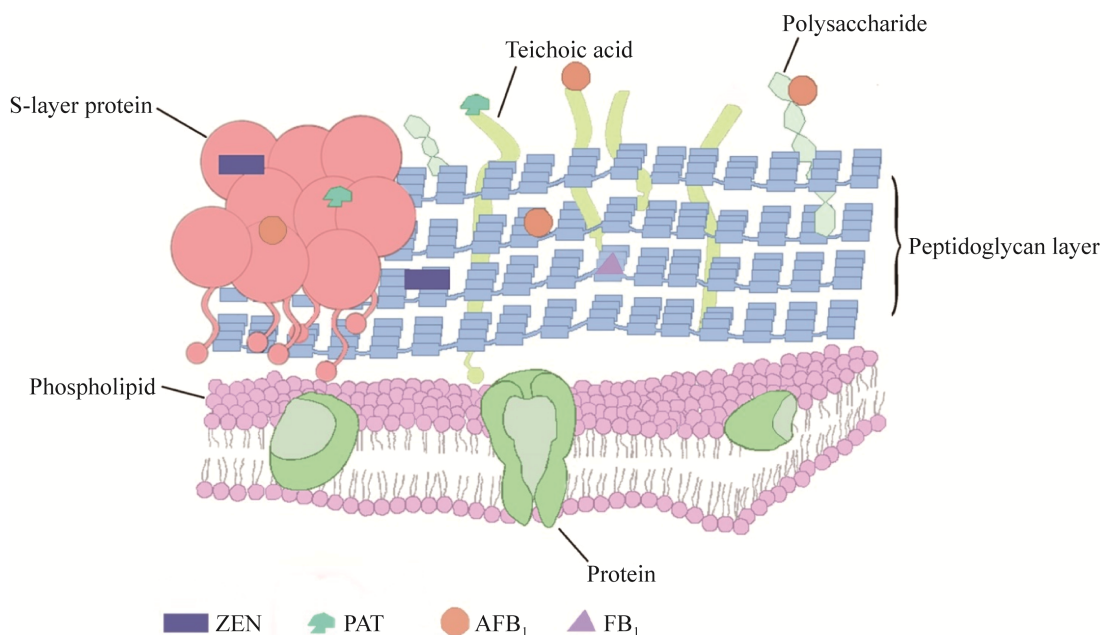
图 5 FB<sub>1</sub> 的生物转化Figure 5 Biotransformation of FB<sub>1</sub>.

图 6 LAB 细胞壁对真菌毒素的吸附作用

Figure 6 Adsorption of mycotoxins by LAB cell wall.

## 2 LAB 在食品和饲料中的实际应用

消费者越来越重视食品中安全的天然成分代替人工添加剂和防腐剂，为此各种来源的天然抗真菌化合物广泛用于食品防腐，例如植物

含有的植物精油、黄酮类和酚类化合物、卵磷脂、多肽和生物碱，以及动物含有的几丁质、壳聚糖和乳铁蛋白<sup>[7]</sup>。LAB 的安全性及其抗菌潜力使其成为食品和饲料中生物防腐剂的理想选择。部分 LAB 在发酵过程中降解真菌毒素或从食品饲料表面吸附真菌毒素，同时可以为消

费者提供额外的健康益处。目前主要通过物理和化学结合的方法来减少食品和饲料中真菌毒素含量, 涉及具有真菌毒素结合能力的物理化学试剂的使用。然而这些方法在食品加工或储存下的实际应用非常有限, 使用 LAB 去除真菌毒素可代替传统方法。

AFM<sub>1</sub> 严重污染乳制品, 截至目前, LAB 结合 AFM<sub>1</sub> 已被证明是从牛奶及其制品中去除 AFM<sub>1</sub> 的最佳策略。例如, 融合魏斯氏菌(*Weissella confusa*) H1 和 *L. plantarum* S2 在发酵过程中将牛奶中 AFM<sub>1</sub> 含量分别降低了 78% 和 72%<sup>[73]</sup>。Panwar 等<sup>[74]</sup>证明了乳酸杆菌在人工污染的脱脂牛奶中结合 AFM<sub>1</sub> 的能力。嗜酸乳杆菌(*L. acidophilus*)和 *L. plantarum* 在存储温度为 21–37 °C 时能从发酵乳中去除大部分的 AFM<sub>1</sub>。Elsanhoty 等<sup>[75]</sup>证明接种含有 *L. bulgaricus* 和嗜热链球菌(*Streptococcus thermophilus*)的酸奶发酵剂后能有效去除牛奶中的 AFM<sub>1</sub>, 且被认为是在酸奶发酵中去除 AFM<sub>1</sub> 的有效方法。

LAB 在青贮饲料中作为微生物接种剂被广泛应用, 它们可以增强青贮饲料的好氧稳定性。Ma 等<sup>[76]</sup>首次在玉米青贮饲料中使用 LAB 探究细菌降低 AFB<sub>1</sub> 的功效, LAB 在 2 h 内将青贮饲料中 AFB<sub>1</sub> 的初始浓度从 30 μg/kg 降低到 2 μg/kg, 并且在青贮过程中, AFB<sub>1</sub> 浓度持续下降, 在 72 h 后达到安全水平。Zielińska<sup>[77]</sup>等发现多种 LAB 之间协同作用可以在 48 d 内将聚乙烯微筒仓中青贮饲料所含的 AFB<sub>1</sub> 和 OTA 含量降低 80%。

除了乳制品和青贮饲料外, LAB 去除真菌毒素的潜力已在其他食品和饲料商品中得到开发。例如, *L. plantarum* 去除 AFB<sub>1</sub> 的潜力已用于面包制作, 其中 *L. bulgaricus* 和 *L. plantarum* 分别将面包的保质期延长了 3 d 和 4 d, 并将面包中的 AFT 含量分别减少了 99.9% 和 99.4%<sup>[78]</sup>。应用 LAB 降解苹果汁中的 PAT 有效地将 PAT

含量降低 93%, 而对苹果汁质量无任何影响<sup>[56]</sup>。碳黑曲霉(*Aspergillus carbonarius*)产生的 OTA 对鲜葡萄造成严重污染, Lappa 等<sup>[79]</sup>评估了不同 LAB 减少葡萄表面 OTA 的能力, 其中 *L. plantarum* 1645 和 *L. plantarum* 195 分别使 OTA 含量降低 44.5% 和 32.3%。

### 3 结论和展望

真菌毒素污染食品及饲料是一个普遍的食品安全问题, 在食品的产前、生产、运输和储藏的各个过程中都可能被污染, 导致严重的经济损失, 并危害人类和动物健康。目前, 真菌毒素解毒的方法主要包括物理、化学和生物法。然而部分真菌毒素结构稳定, 传统的物理解毒法效率低下, 而化学法虽然能达到良好的解毒效果, 但容易产生有毒副产物, 同时可能破坏食品的营养成分。生物法在温和条件下可以减少或完全去除真菌毒素, 对食品和饲料的感官性状和口感影响较小, 因此生物脱毒法已成为目前最具发展潜力的脱毒方法。使用解毒酶或微生物控制食品和饲料中的真菌毒素可以有效防止毒素进入食物链, 从而阻止其危害人类和动物的健康。

LAB 作为一种常见微生物, 可产生有机酸和生物活性物质抑制产毒真菌生长, 从而抑制真菌毒素的产生, 具有作为生物防腐剂的应用潜力。LAB 作为食品级的微生物在各个领域都有着优良的表现, 目前对 LAB 清除真菌毒素的研究主要集中在生物吸附。LAB 吸附毒素是一个可逆的过程, 吸附率与菌体浓度和毒素初始浓度息息相关; LAB-毒素复合物并不是绝对稳定的, 这与环境因素以及处理方式有关; 不同的 LAB 对不同毒素的清除率具有差异, 与菌株自身特性有关, 并且在此过程中, 受到细菌活性、培养时间、pH、培养温度等因素的影响。LAB

对真菌毒素的生物降解作用主要通过产生代谢物破坏毒素毒性基团达到对真菌毒素减毒的目的,但目前相关研究较少。LAB对真菌毒素的脱毒可应用于食品工业,这一点已在实验室水平研究中得到证实,但缺乏工业层面的研究。

近年来,研究者在检测具有抗真菌活性的LAB及其活性代谢物方面取得了突破性进展,但在食品和饲料中的实际应用有限。因为受到环境因素及菌株自身因素的影响,实验室水平的LAB菌株或酶对真菌毒素的解毒并不能完全反映食品加工工业应用的情况,商业规模生产条件下的脱毒过程更为复杂。鉴于上述情况,具有优良真菌毒素脱毒性能和良好稳定性的LAB在实际应用中具有相当大的需求。此外,应充分评估LAB在模拟条件下的存活能力和适应性,以评价在动物肠道中的真菌毒素解毒情况。从经济角度来看,应对LAB孵育的时间和发酵材料成本进行优化,找到更加省时省力且成本更低的应用方法。从安全角度来看,由于LAB自身特性并不能完全保证在对真菌毒素生物脱毒过程中无其他毒性产物生成,因此需要进一步分析研究不同菌株处理真菌毒素后的残留产物。从食品风味应用的角度来看,利用LAB对食品中真菌毒素脱毒时应考虑对食品风味和品质的影响,避免降低食品的适口性。此外,应着重研究LAB对真菌毒素解毒相关物质的代谢途径,利用分子生物学技术增加相关代谢物的生物表达量,为工业化生产真菌毒素解毒相关物质奠定基础。

总而言之,LAB在食品工业方面具有巨大的应用潜力,但需根据不同LAB菌株的自身特性进一步研究阐明LAB生物脱毒的机制,寻找真菌毒素脱毒的主导物质,消除LAB应用在食品行业存在的隐患,为LAB生物脱毒的工业化应用奠定基础。

## REFERENCES

- [1] YAO YZ, LONG M. The biological detoxification of deoxynivalenol: a review[J]. Food and Chemical Toxicology, 2020, 145: 111649.
- [2] 陈瑞鹏, 孙云凤, 霍冰洋, 秦英凯, 李双, 梁俊, 周焕英, 高志贤. 真菌毒素多重检测技术研究进展[J]. 食品科学, 2021, 42(17): 267-274.  
CHEN RP, SUN YF, HUO BY, QIN YK, LI S, LIANG J, ZHOU HY, GAO ZX. Progress in multiple detection technologies for mycotoxins[J]. Food Science, 2021, 42(17): 267-274 (in Chinese).
- [3] 李宇宇, 贾玉山, 格根图, 王志军, 都帅, 孙林, 降晓伟, 吴洪新, 侯美玲, 陈喜梅. 饲用草产品主要真菌毒素污染检测、风险评估与控制研究进展[J]. 草业学报, 2021, 30(4): 191-204.  
LI YY, JIA YS, GE GT, WANG ZJ, DU S, SUN L, JIANG XW, WU HX, HOU ML, CHEN XM. Progress in research on detection, risk assessment and control of mycotoxins in forage products[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(4): 191-204 (in Chinese).
- [4] ZHOU SY, XU LG, KUANG H, XIAO J, XU CL. Immunoassays for rapid mycotoxin detection: state of the art[J]. The Analyst, 2020, 145(22): 7088-7102.
- [5] ZHENG XF, WEI WN, RAO SQ, GAO L, LI HX, YANG ZQ. Degradation of patulin in fruit juice by a lactic acid bacteria strain *Lactobacillus casei* YZU01[J]. Food Control, 2020, 112: 107147.
- [6] NAHLE S, KHOURY AE, ASSAF JC, LOUKA N, CHOKR A, ATOUI A. A promising innovative technique for mycotoxin detoxification from beverages using biofilms of lactic acid bacteria[J]. Innovative Food Science & Emerging Technologies, 2022, 82: 103165.
- [7] SADIQ FA, YAN BW, TIAN FW, ZHAO JX, ZHANG H, CHEN W. Lactic acid bacteria as antifungal and anti-mycotoxigenic agents: a comprehensive review[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2019, 18(5): 1403-1436.
- [8] ZHAO SS, HAO XM, YANG FY, WANG Y, FAN XM, WANG YP. Antifungal activity of *Lactobacillus plantarum* ZZUA493 and its application to extend the shelf life of Chinese steamed buns[J]. Foods (Basel, Switzerland), 2022, 11(2): 195.
- [9] VIMONT A, BENOIT F, GOMAA A, FORTIN HP, FLISS I. Quantitative antifungal activity of reuterin against food isolates of yeasts and moulds and its potential application in yogurt[J]. International Journal of Food Microbiology, 2019, 289: 182-188.

- [10] LIU AP, ZHENG YL, LIU L, CHEN SJ, HE L, AO XL, YANG Y, LIU SL. Decontamination of aflatoxins by lactic acid bacteria[J]. *Current Microbiology*, 2020, 77(12): 3821-3830.
- [11] LUZ C, FERRER J, MAÑES J, MECA G. Toxicity reduction of ochratoxin A by lactic acid bacteria[J]. *Food and Chemical Toxicology: an International Journal Published for the British Industrial Biological Research Association*, 2018, 112: 60-66.
- [12] WANG J, SU YJ, GU LP, CHANG CH, XU LL, YANG YJ, LI JH. The inhibition of cell-free supernatants of several lactic acid bacteria on the selected psychrophilic spoilage bacteria in liquid whole egg[J]. *Food Control*, 2021, 123: 107753.
- [13] YANG E, FAN LH, JIANG YM, DOUCETTE C, FILLMORE S. Antimicrobial activity of bacteriocin-producing lactic acid bacteria isolated from cheeses and yogurts[J]. *AMB Express*, 2012, 2(1): 48.
- [14] LIANG NY, ZHAO Z, CURTIS JM, GÄNZLE MG. Antifungal cultures and metabolites of lactic acid bacteria for use in dairy fermentations[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2022, 383: 109938.
- [15] RUGGIRELLO M, NUCERA D, CANNONI M, PERAINO A, ROSSO F, FONTANA M, COCOLIN L, DOLCI P. Antifungal activity of yeasts and lactic acid bacteria isolated from cocoa bean fermentations[J]. *Food Research International (Ottawa, Ont)*, 2019, 115: 519-525.
- [16] LUZ C, D'OPAZO V, MAÑES J, MECA G. Antifungal activity and shelf life extension of loaf bread produced with sourdough fermented by *Lactobacillus* strains[J]. *Journal of Food Processing and Preservation*, 2019, 43(10): e14126.
- [17] EL OIRDI S, LAKHLIFI T, BAHAR AA, YATIM M, RACHID Z, BELHAJ A. Isolation and identification of *Lactobacillus plantarum* 4F, a strain with high antifungal activity, fungicidal effect, and biopreservation properties of food[J]. *Journal of Food Processing and Preservation*, 2021, 45(6): e15517.
- [18] AWAH JI, UKWURU MU, ALUM EA, KINGSLEY TL. Bio-preservative potential of lactic acid bacteria metabolites against fungal pathogens[J]. *African Journal of Microbiology Research*, 2018, 12(39): 913-922.
- [19] OUIDDIR M, BETTACHE G, LEYVA SALAS M, PAWTOWSKI A, DONOT C, BRAHIMI S, MABROUK K, COTON E, MOUNIER J. Selection of Algerian lactic acid bacteria for use as antifungal bioprotective cultures and application in dairy and bakery products[J]. *Food Microbiology*, 2019, 82: 160-170.
- [20] MATEO EM, TARAZONA A, JIMÉNEZ M, MATEO F. Lactic acid bacteria as potential agents for biocontrol of aflatoxigenic and ochratoxigenic fungi[J]. *Toxins*, 2022, 14(11): 807.
- [21] MUHIALDIN BJ, HASSAN Z, SAARI N. *In vitro* antifungal activity of lactic acid bacteria low molecular peptides against spoilage fungi of bakery products[J]. *Annals of Microbiology*, 2018, 68(9): 557-567.
- [22] FOUAD MT, EL-DESOUKY TA. Anti-toxigenic effect of lactic acid bacteria against *Aspergillus* spp. isolated from wheat grains[J]. *The Open Microbiology Journal*, 2020, 14(1): 252-259.
- [23] ABDULLAH AN, ALI EG, MARIADHAS VA. Co-fermentation of food waste and municipal sludge from the Saudi Arabian environment to improve lactic acid production by *Lactobacillus rhamnosus* AW3 isolated from date processing waste[J]. *Sustainability*, 2020, 12(17): 6899.
- [24] SHEHATA MG, BADR AN, SOHAIMY SAEI, ASKER D, AWAD TS. Characterization of antifungal metabolites produced by novel lactic acid bacterium and their potential application as food biopreservatives[J]. *Annals of Agricultural Sciences*, 2019, 64(1): 71-78.
- [25] SEDAGHAT H, ESKANDARI MH, MOOSAVI-NASAB M, SHEKARFOROUSH SS. Application of non-starter lactic acid bacteria as biopreservative agents to control fungal spoilage of fresh cheese[J]. *International Dairy Journal*, 2016, 56: 87-91.
- [26] RAHAYU ES, TRIYADI R, KHUSNA RNB, DJAAFAR TF, UTAMI T, MARWATI T, HATMI RU. Indigenous yeast, lactic acid bacteria, and acetic acid bacteria from cocoa bean fermentation in Indonesia can inhibit fungal-growth-producing mycotoxins[J]. *Fermentation*, 2021, 7(3): 192.
- [27] 崔磊, 郭伟国. 乳酸菌产生的抑菌物质及其作用机制[J]. *食品安全质量检测学报*, 2018, 9(11): 2578-2584.  
CUI L, GUO WG. Antibacterial substances produced by lactic acid bacteria and their mechanism[J]. *Journal of Food Safety & Quality*, 2018, 9(11): 2578-2584 (in Chinese).
- [28] ALAKOMI HL, SKYTTÄ E, SAARELA M, MATTILA-SANDHOLM T, LATVA-KALA K, HELANDER IM. Lactic acid permeabilizes gram-negative bacteria by disrupting the outer

- membrane[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(5): 2001-2005.
- [29] YÉPEZ A, LUZ C, MECA G, VIGNOLO G, MAÑES J, AZNAR R. Biopreservation potential of lactic acid bacteria from Andean fermented food of vegetal origin[J]. Food Control, 2017, 78: 393-400.
- [30] SINGH VP. Recent approaches in food bio-preservation-a review[J]. Open Veterinary Journal, 2018, 8(1): 104-111.
- [31] COBAN HB. Organic acids as antimicrobial food agents: applications and microbial productions[J]. Bioprocess and Biosystems Engineering, 2020, 43(4): 569-591.
- [32] EL ISSAOUI K, SENHAJI NS, ZINEBI S, ZAHLI R, HAOUJAR I, AMAJOU D, ABRINI J, KHAY EO. Potential application of bacteriocin produced from lactic acid bacteria[J]. Microbiology and Biotechnology Letters, 2020, 48(3): 237-251.
- [33] FIDAN H, ESATBEYOGLU T, ŠIMAT V, TRIF M, TABANELLI G, KOSTKA T, MONTANARI C, IBRAHIM S, OZOGUL F. Recent developments of lactic acid bacteria and their metabolites on foodborne pathogens and spoilage bacteria: facts and gaps[J]. Food Bioscience, 2022, 47(9): 101741.
- [34] GONCALVES BL, MUAZK K, COPPA CFSC, ROSIM RE, KAMIMURA ES, OLIVEIRA CAF, CORASSIN CH. Aflatoxin M<sub>1</sub> absorption by non-viable cells of lactic acid bacteria and *Saccharomyces cerevisiae* strains in Frescal cheese[J]. Food Research International, 2020, 136: 109604.
- [35] ASURMENDI P, GERBALDO G, PASCUAL L, BARBERIS L. Lactic acid bacteria with promising AFB<sub>1</sub> binding properties as an alternative strategy to mitigate contamination on brewers' grains[J]. Journal of Environmental Science and Health, Part B, 2020, 55(11): 1002-1008.
- [36] CHLEBICZ A, ŚLIŻEWSKA K. *In vitro* detoxification of aflatoxin B<sub>1</sub>, deoxynivalenol, fumonisins, T-2 toxin and zearalenone by probiotic bacteria from genus *Lactobacillus* and *Saccharomyces cerevisiae* yeast[J]. Probiotics and Antimicrobial Proteins, 2020, 12(1): 289-301.
- [37] MARTÍNEZ MP, MAGNOLI AP, GONZÁLEZ PEREYRA ML, CAVAGLIERI L. Probiotic bacteria and yeasts adsorb aflatoxin M<sub>1</sub> in milk and degrade it to less toxic AFM<sub>1</sub>-metabolites[J]. Toxicon: Official Journal of the International Society on Toxinology, 2019, 172: 1-7.
- [38] GONÇALVES B, HENCK J, ULIANA R, KAMIMURA E, OLIVEIRA C, CORASSIN C. The use of microbiological methods to reduce aflatoxin M<sub>1</sub> in cheese[J]. Access Microbiology, 2019, 1(1A).
- [39] TIAN M, ZHANG GF, DING SQ, JIANG Y, JIANG B, REN DY, CHEN P. *Lactobacillus plantarum* T3 as an adsorbent of aflatoxin B<sub>1</sub> effectively mitigates the toxic effects on mice[J]. Food Bioscience, 2022, 49: 101984.
- [40] ISMAIL A, LEVIN RE, RIAZ M, AKHTAR S, GONG yun yun, de OLIVEIRA CAF. Effect of different microbial concentrations on binding of aflatoxin M<sub>1</sub> and stability testing[J]. Food Control, 2017, 73: 492-496.
- [41] DANIAL EN, LAMFON MY, ALGHAMDI LA, ALAMRI AM, ALGHAMDI MS, ALGHAMDI SA. Removal of aflatoxin G<sub>1</sub> using lactic acid bacteria[J]. Journal of Food Processing and Preservation, 2021, 45(1): e15090.
- [42] MØLLER COA, FREIRE L, ROSIM RE, MARGALHO LP, BALTHAZAR CF, FRANCO LT, SANT'ANA AS, CORASSIN CH, RATTRAY FP, de OLIVEIRA CAF. Effect of lactic acid bacteria strains on the growth and aflatoxin production potential of *Aspergillus parasiticus*, and their ability to bind aflatoxin B<sub>1</sub>, ochratoxin A, and zearalenone *in vitro*[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 655386.
- [43] ŚLIŻEWSKA K, SMULIKOWSKA S. Detoxification of aflatoxin B<sub>1</sub> and change in microflora pattern by probiotic *in vitro* fermentation of broiler feed[J]. Journal of Animal and Feed Sciences, 2011, 20(2): 300-309.
- [44] ZHANG Y, WANG P, KONG Q, COTTY PJ. Biotransformation of aflatoxin B<sub>1</sub> by *Lactobacillus helveticus* FAM22155 in wheat bran by solid-state fermentation[J]. Food Chemistry, 2021, 341: 128180.
- [45] LIU DL, YAO DS, LIANG YQ, ZHOU TH, SONG YP, ZHAO L, MA L. Production, purification, and characterization of an intracellular aflatoxin-detoxifying enzyme from *Armillariella tabescens* (E-20)[J]. Food and Chemical Toxicology, 2001, 39(5): 461-466.
- [46] AFSHARMANESH H, PEREZ-GARCIA A, ZERIOUH H, AHMADZADEH M, ROMERO D. Aflatoxin degradation by *Bacillus subtilis* UTB1 is based on production of an oxidoreductase involved in bacilysin biosynthesis[J]. Food Control, 2018, 94: 48-55.
- [47] ESHELLI M, HARVEY L, EDRADA-EBEL R, MCNEIL B. Metabolomics of the bio-degradation process of aflatoxin B<sub>1</sub> by actinomycetes at an initial pH of 6.0[J]. Toxins, 2015, 7(2): 439-456.

- [48] KRÓL A, POMASTOWSKI P, RAFIŃSKA K, RAILEAN-PLUGARU V, WALCZAK J, BUSZEWSKI B. Microbiology neutralization of zearalenone using *Lactococcus lactis* and *Bifidobacterium* sp.[J]. Analytical and Bioanalytical Chemistry, 2018, 410(3): 943-952.
- [49] ZHAO L, JIN HY, JING L, ZHANG RY, REN HB, ZHANG XB, YU GP. Detoxification of zearalenone by three strains of lactobacillus plantarum from fermented food *in vitro*[J]. Food Control, 2015, 54: 158-164.
- [50] ADUNPHATCHARAPHON S, PETCHKONGKAEW A, VISESSANGUAN W. *In vitro* mechanism assessment of zearalenone removal by plant-derived *Lactobacillus plantarum* BCC 47723[J]. Toxins, 2021, 13(4): 286.
- [51] VEKIRU E, HAMETNER C, MITTERBAUER R, RECHTHALER J, ADAM G, SCHATZMAYR G, KRŠKA R, SCHUHMACHER R. Cleavage of zearalenone by *Trichosporon* mycotoxinivorans to a novel nonestrogenic metabolite[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76(7): 2353-2359.
- [52] WANG G, YU MZ, DONG F, SHI JR, XU JH. Esterase activity inspired selection and characterization of zearalenone degrading bacteria *Bacillus pumilus* ES-21[J]. Food Control, 2017, 77: 57-64.
- [53] CHEN SW, HSU JT, CHOU YN, WANG HT. The application of digestive tract lactic acid bacteria with high esterase activity for zearalenone detoxification[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2018, 98(10): 3870-3879.
- [54] DIAO EJ, HOU HX, HU WC, DONG HZ, LI XY. Removing and detoxifying methods of patulin: a review[J]. Trends in Food Science & Technology, 2018, 81: 139-145.
- [55] LUO Y, LIU XJ, YUAN L, LI JK. Complicated interactions between bio-adsorbents and mycotoxins during mycotoxin adsorption: current research and future prospects[J]. Trends in Food Science & Technology, 2020, 96: 127-134.
- [56] BAHATI P, ZENG XJ, UZIZERIMANA F, TSOGEREL A, AWAIS M, QI G, CAI R, YUE TL, YUAN YH. Adsorption mechanism of patulin from apple juice by inactivated lactic acid bacteria isolated from kefir grains[J]. Toxins, 2021, 13(7): 434.
- [57] NGEA GLN, YANG QY, TCHABO JS, CASTORIA R, ZHANG XY, ZHANG HY. *Leuconostoc mesenteroides* subsp. *mesenteroides* LB7 isolated from apple surface inhibits *P. expansum* *in vitro* and reduces patulin in fruit juices[J]. International Journal of Food Microbiology, 2021, 339: 109025.
- [58] ZOGHI A, KHOSRAVI-DARANI K, SOHRABVANDI S, ATTAR H, ALAVI SA. Effect of probiotics on patulin removal from synbiotic apple juice[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2017, 97(8): 2601-2609.
- [59] DAI LH, LI H, HUANG JW, HU YM, HE M, YANG Y, MIN J, GUO RT, CHEN CC. Structure-based rational design of a short-chain dehydrogenase/reductase for improving activity toward mycotoxin patulin[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2022, 222: 421-428.
- [60] 张乐. 具有降解真菌毒素乳酸菌的筛选、鉴定及其降解机理研究[D]. 昆明: 昆明理工大学硕士学位论文, 2020.
- ZHANG L. Screening, identification and degradation mechanism of lactic acid bacteria capable of degrading mycotoxins[D]. Kunming: Master's Thesis of Kunming University of Science and Technology, 2020 (in Chinese).
- [61] PINEDO C, WRIGHT SAI, COLLADO IG, GOSS RJM, CASTORIA R, HRELIA P, MAFFEI F, DURÁN-PATRÓN R. Isotopic labeling studies reveal the patulin detoxification pathway by the biocontrol yeast *Rhodotorula kratochvilovae* LS11[J]. Journal of Natural Products, 2018, 81(12): 2692-2699.
- [62] ZHENG XF, XIA FP, LI J, ZHENG LL, RAO SQ, GAO L, YANG ZQ. Reduction of ochratoxin A from contaminated food by *Lactobacillus rhamnosus* Bm01[J]. Food Control, 2023, 143: 109315.
- [63] DU GG, LIU L, GUO Q, CUI YY, CHEN H, YUAN YH, WANG ZL, GAO ZP, SHENG QL, YUE TL. Microbial community diversity associated with Tibetan kefir grains and its detoxification of ochratoxin A during fermentation[J]. Food Microbiology, 2021, 99: 103803.
- [64] PITOUT MJ. The hydrolysis of ochratoxin a by some proteolytic enzymes[J]. Biochemical Pharmacology, 1969, 18(2): 485-491.
- [65] ABRUNHOSA L, INÊS A, RODRIGUES AI, GUIMARÃES A, PEREIRA VL, PARPOT P, MENDES-FAIA A, VENÂNCIO A. Biodegradation of ochratoxin A by *Pediococcus parvulus* isolated from Douro wines[J]. International Journal of Food Microbiology, 2014, 188: 45-52.
- [66] DOBRITZSCH D, WANG HM, SCHNEIDER G, YU SK. Structural and functional characterization of

- ochratoxinase, a novel mycotoxin-degrading enzyme[J]. The Biochemical Journal, 2014, 462(3): 441-452.
- [67] TAROUB B, SALMA L, MANEL Z, OUZARI HI, HAMDI Z, MOKTAR H. Isolation of lactic acid bacteria from grape fruit: antifungal activities, probiotic properties, and *in vitro* detoxification of ochratoxin A[J]. Annals of Microbiology, 2019, 69(1): 17-27.
- [68] ZHAO HF, WANG X, ZHANG JW, ZHANG J, ZHANG BL. The mechanism of *Lactobacillus* strains for their ability to remove fumonisins B<sub>1</sub> and B<sub>2</sub>[J]. Food and Chemical Toxicology, 2016, 97: 40-46.
- [69] NIDERKORN V, MORGAVI DP, ABOAB B, LEMAIRE M, BOUDRA H. Cell wall component and mycotoxin moieties involved in the binding of fumonisin B<sub>1</sub> and B<sub>2</sub> by lactic acid bacteria[J]. Journal of Applied Microbiology, 2009, 106(3): 977-985.
- [70] DAWLAL P, BRABET C, THANTSHA MS, BUYS EM. Visualisation and quantification of fumonisins bound by lactic acid bacteria isolates from traditional African maize-based fermented cereals, ogi and mahewu[J]. Food Additives & Contaminants: Part A, 2019, 36(2): 296-307.
- [71] ALBERTS J, SCHATZMAYR G, MOLL WD, DAVIDS I, RHEEDER J, BURGER HM, SHEPHARD G, GELDERBLUM W. Detoxification of the fumonisin mycotoxins in maize: an enzymatic approach[J]. Toxins, 2019, 11(9): 523.
- [72] GU MJ, HAN SE, HWANG K, MAYER E, REISINGER N, SCHATZMAYR D, PARK BC, HAN SH, YUN CH. Hydrolyzed fumonisin B<sub>1</sub> induces less inflammatory responses than fumonisin B<sub>1</sub> in the co-culture model of porcine intestinal epithelial and immune cells[J]. Toxicology Letters, 2019, 305: 110-116.
- [73] CHAUDHARY HJ, PATEL AR. Removal of aflatoxin M<sub>1</sub> from milk and aqueous medium by indigenously isolated strains of *W. confusa* H1 and *L. plantarum* S2[J]. Food Bioscience, 2022, 45: 101468.
- [74] PANWAR R, KUMAR N, KASHYAP V, RAM C, KAPILA R. Aflatoxin M<sub>1</sub> detoxification ability of probiotic lactobacilli of Indian origin in *in vitro* digestion model[J]. Probiotics and Antimicrobial Proteins, 2019, 11(2): 460-469.
- [75] ELSANHOTY RM, SALAM SA, RAMADAN MF, BADR FH. Detoxification of aflatoxin M<sub>1</sub> in yoghurt using probiotics and lactic acid bacteria[J]. Food Control, 2014, 43: 129-134.
- [76] MA ZX, AMARO FX, ROMERO JJ, PEREIRA OG, JEONG KC, ADESOGAN AT. The capacity of silage inoculant bacteria to bind aflatoxin B<sub>1</sub> *in vitro* and in artificially contaminated corn silage[J]. Journal of Dairy Science, 2017, 100(9): 7198-7210.
- [77] ZIELIŃSKA KJ, FABISZEWSKA AU. Improvement of the quality of maize grain silage by a synergistic action of selected lactobacilli strains[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2018, 34(1): 9.
- [78] SALADINO F, LUZ C, MANYES L, FERNÁNDEZ-FRANZÓN M, MECA G. *In vitro* antifungal activity of lactic acid bacteria against mycotoxigenic fungi and their application in loaf bread shelf life improvement[J]. Food Control, 2016, 67: 273-277.
- [79] LAPPÀ IK, MPARAMPOUTI S, LANZA B, PANGAGOU E. Control of *Aspergillus carbonarius* in grape berries by *Lactobacillus plantarum*: a phenotypic and gene transcription study[J]. International Journal of Food Microbiology, 2018, 275: 56-65.