

学校编码: 10384
学号: 20620081151608

分类号__密级__
UDC__

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

产二羟基丙酮的海洋菌筛选与发酵条件的
优化

**Screening of Dihydroxyacetone-producing bacteria from
Marine and Optimization of its Fermentation Conditions**

陈喆

指导教师姓名: 方柏山 教授

专 业 名 称: 生 物 化 工

论文提交日期: 2011 年 月

论文答辩时间: 2011 年 月

学位授予日期: 2011 年 月

答辩委员会主席: _____

评 阅 人: _____

2011 年 月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下，独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果，均在文中以适当方式明确标明，并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范（试行）》。

另外，该学位论文为（ ）课题（组）的研究成果，获得（ ）课题（组）经费或实验室的资助，在（ ）实验室完成。（请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称，未有此项声明内容的，可以不作特别声明。）

声明人（签名）：

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，
于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

2. 不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

年 月 日

摘要

二羟基丙酮是一种重要的化工原料，广泛参与各种聚合、缩合反应，工业上应用于食品、制药、化妆品等领域。近年来由于生物柴油的产业过热造成甘油的大量剩余，使二羟基丙酮（DHA）成为研究热点。本文从厦门海域红树林土壤中分离筛选得到 20 株可将甘油转化为 DHA 的菌株，其中 ch20-B1 转化率较高。对该菌株进行生理生化鉴定实验和 16S rRNA 基因分析表明，菌株为黄杆菌属(*Flavobacterium*)的嗜盐黄杆菌 (*Flavobacterium halmsphilum*)。

DHA 可以用生长细胞发酵生成，也可以用全细胞静息转化甘油产生。本文首先确定了生长细胞的发酵时间和初始甘油浓度，然后在摇瓶基础上研究了生长细胞的发酵条件，优化后在 30℃ 下发酵 30 h 后二羟基丙酮产量达到了 28.6 g/L。

通过对菌株 ch20-B1 进行紫外线、氯化锂、硫酸二乙酯复合诱变，获得了 1 株遗传稳定的高产 DHA 菌株 ch20-1，通过对 ch20-1 和出发菌株的性能对比研究，甘油初始浓度为 54.0 g/L 时，转化 30 h 后 DHA 产量达到了 40.2 g/L，DHA 对甘油的得率达到了 74.4%，比出发菌株提高了 40.6%，体积生产速率由 0.83 g/(L h) 提高到 1.33 g/(L h)。

对诱变菌株 ch20-1 进行 PB 结合响应面发酵条件的优化，PB 实验表明：碳酸钙、山梨醇和酵母膏的浓度是影响 DHA 产量的三个关键因素。以 DHA 产量为响应目标，对三因素进行中心复合设计，并经响应面法优化分析得到影响 DHA 产量的非线性模型，确定了发酵的最优培养基组成为：初始甘油浓度 54.0 g/L，碳酸钙浓度 16.4 g/L，酵母膏浓度为 12.7 g/L，山梨醇浓度 13.1g/L。在最优条件下发酵 30 h，DHA 产量达到 52.0 g/L，生产强度为 1.73 g/(L h)。在 90.0 g/L 经过甘油的耐受性实验，DHA 的产量从耐受前的 40.8 g/L 提升到了 61.0 g/L，提高了 49.5%。诱变菌株在 5L 发酵罐中初始甘油浓度为 90.0 g/L，温度为 30℃、通气量为 6 vvm、搅拌转速为 200 rpm、pH 为 6.5 时，发酵进 24 h 后 DHA 产量达到了 70.2 g/L，生产强度为 2.93 g/(L h)。

在全细胞静息转化甘油方面，用低廉的玉米浆和玉米糖化液代替酵母膏来制备细胞，优化转化条件后，在初始甘油浓度 70.0 g/L 经过 25 h 转化，产生了

60.2 g/L 的二羟基丙酮，转化率达到 86.0%，生产强度达到 2.40 g/(L h)。

关键词：菌株筛选；二羟基丙酮；微生物转化；优化

厦门大学博硕士学位论文摘要库

Abstract

1,3-Dihydroxyacetone (DHA) is a very important compound, widely involved in various polymerization and condensation reaction of industrial process, and usually applied for the production of food, pharmacy, cosmetics and so on. Nowadays, it also has become a research focus due to rapidly increasing surplus of glycerol obtained as a by-product of biodiesel fuel manufacturing. In this research, twenty strains capable of producing DHA from glycerol were isolated from the soil of the mangrove in Xiamen harbor and one of which named ch20-B1 had relatively higher converting capability. The strain was identified by 16S rRNA sequence and systematic biochemical characteristics analysis. The results showed that the strain belongs to *Flavobacterium halmphilum*.

DHA could be obtained with growing cells or resting cells. The fermentation time and initial glycerol concentrations were studied based on the flask fermentation. The maximal yield of DHA (28.6 g/L) could be obtained after 30 h under 30 °C.

A mutant named ch20-1 with higher DHA production and stable inheritance was obtained by combined mutagenization of UV, LiCl and DES. The maximal yield of 40.2g/L of DHA could be obtained with ch20-1 after 30 h and the bioconversion rate of DHA from glycerol is 74.4%, increasing 40.6% compared to the wild strain. The DHA productivity had been improved from 0.83 g/(L h) to 1.33 g/(L h). Plackett-Burman (PB) design and Central Composite Design (CCD) were applied to screen and optimize the fermentation conditions to produce DHA. The amount of CaCO₃, and the concentrations of sorbitol and yeast extract, as three key factors, were found to significantly influence the yield of DHA by PB design and the following statistic analysis. By CCD design and response surface analysis, the quadratic model for three significant factors was established with the yield of DHA as the target response. Under the optimal conditions (i.e., 30 h of fermentation time,

54.0 g/L of the initial glycerol concentrations, 16.4 g/L of CaCO₃, 12.7 g/L of yeast extract and 13.1 g/L of sorbitol), the yield of DHA is 52.0 g/L with 1.73 g/(L h) of production intensity. After the tolerance experiment of DHA and glycerol, the DHA yield concentrations is 61.0 g/L with the initial glycerol concentration of 90.0 g/L, increasing 49.5% compared to the before. In the 5L bioreactor, the DHA yield concentrations is 70.2 g/L with 2.40 g/(L h) production intensity under the 90.0 g/L of the initial glycerol concentrations.

Low costs of corn meal hydrolysate and corn steep liquor were employed in replace of yeast extract to produce cells. The DHA concentrations was 60.2 g/L after 25 h reaction converted by resting cells with optimal medium. The converting capability is 86.0% and the production intensity is 2.40 g/(L h).

Key words: bacteria screening; Dihydroxyacetone; bioconversion; optimization

目 录

摘 要.....	I
Abstract.....	III
前言.....	1
第一章 绪论.....	2
1.1 二羟基丙酮.....	2
1.1.1 二羟基丙酮性质.....	2
1.1.2 二羟基丙酮的用途.....	2
1.1.3 二羟基丙酮的生产方法.....	3
1.1.4 甘油和二羟基丙酮在微生物体内的代谢途径.....	5
1.2 二羟基丙酮的发酵工艺条件和影响因素.....	7
1.2.1 培养基组分的影响.....	7
1.2.2 培养条件的优化.....	8
1.3 二羟基丙酮的提取.....	9
1.3.1 膜分离法.....	10
1.3.2 溶剂萃取法.....	10
1.3.3 浓缩结晶法.....	11
1.4 二羟基丙酮的测定方法.....	12
1.5 二羟基丙酮高产菌株的诱变和育种.....	13
1.5.1 自然育种.....	13
1.5.2 诱变筛选.....	13
1.5.3 分子育种.....	14
1.5.4 离子注入育种.....	14
1.6 全细胞转化产二羟基丙酮.....	15
1.7 本论文的研究意义和主要内容.....	15
参考文献.....	17
第二章 产二羟基丙酮海洋菌的筛选与鉴定.....	24
引言.....	24
2.1 材料和方法.....	24
2.1.1 实验材料.....	24
2.1.2 实验仪器.....	26
2.2 实验方法.....	27
2.2.1 菌株的富集筛选.....	27
2.2.2 生物量的测定.....	27
2.2.3 二苯胺法定量测定二羟基丙酮.....	28
2.3 发酵液中甘油浓度的确定.....	29
2.4 菌株的鉴定.....	30
2.4.1 菌株 16S rRNA 的提取.....	30
2.4.2 菌株 16S rRNA 的测序.....	30
2.4.3 菌株生理生化实验.....	31

2.5 结果与讨论.....	31
2.5.1 菌株初筛结果.....	31
2.5.2 菌株的甘油耐受性筛选.....	33
2.5.3 菌株 ch20-B1 的基因组提取.....	33
2.5.4 以基因组 DHA 为模版进行 16S rRNA 的扩增.....	34
2.5.5 PCR 测序结果.....	34
2.5.6 进化树的构建.....	35
2.6 小结与讨论.....	37
参考文献.....	37
第三章 Flavobacterium halmsphilum.ch20-B1 发酵条件的探究.....	39
引言.....	39
3.1 材料和方法.....	39
3.1.1 菌株和试剂.....	39
3.1.2 培养基.....	39
3.1.3 培养方法.....	39
3.1.4 甘油测定方法.....	40
3.1.5 二羟基丙酮的测定方法.....	40
3.1.6 菌体的测定方法.....	40
3.1.7 菌株在种子培养基中生长曲线的测定.....	40
3.2 菌株发酵培养基的优化.....	40
3.2.1 菌株在种子培养基的生长曲线.....	40
3.2.2 发酵时间的确定.....	41
3.2.3 种子培养基的选择.....	42
3.2.4 初始甘油浓度的确定.....	43
3.2.5 氮源对发酵的影响.....	44
3.2.6 无机氮源的添加对发酵的影响.....	45
3.2.7 微量元素的添加对发酵的影响.....	46
3.3 菌株发酵条件的优化.....	47
3.3.1 初始 pH 对发酵的影响.....	47
3.3.2 温度对发酵的影响.....	48
3.3.3 装液量对发酵的影响.....	49
3.3.4 接种量对发酵的影响.....	50
3.4 小结与讨论.....	51
参考文献.....	52
第四章 Flavobacterium halmsphilum.ch20-B1 的育种.....	54
引言.....	54
4.1 材料和方法.....	54
4.1.1 出发菌株.....	54
4.1.2 培养基.....	54
4.1.3 菌株的诱变处理.....	54
4.1.4 二羟基丙酮的检测方法.....	55

4.2 实验结果与讨论.....	55
4.2.1 UV 诱变时间的选择.....	55
4.2.2 LiCl 浓度的选择.....	56
4.2.3 DES 诱变时间的选择.....	58
4.2.4 诱变菌株二羟基丙酮产量的测定.....	59
4.2.5 诱变菌株的甘油耐受性实验.....	59
4.2.6 驯化菌株的稳定性考察.....	61
4.3 小结与讨论.....	62
参考文献.....	62
第五章 响应面法优化诱变菌株 ch20-1 的发酵条件.....	64
引言.....	64
5.1 材料和方法.....	64
5.1.1 出发菌株和试剂.....	64
5.1.2 培养基.....	64
5.1.3 PB 结合响应面实验优化发酵条件.....	64
5.1.4 5L 发酵罐间歇发酵.....	66
5.2 实验结果.....	66
5.2.1 PB 实验结果.....	66
5.2.2 验证实验.....	71
5.2.3 5L 发酵罐间歇发酵产二羟基丙酮的发酵曲线.....	72
5.3 小结与讨论.....	73
参考文献.....	73
第六章 全细胞转化产二羟基丙酮.....	75
引言.....	75
6.1 材料和方法.....	75
6.1.1 菌株.....	75
6.1.2 培养基.....	75
6.1.3 实验仪器和材料.....	75
6.1.4 玉米粉的水解.....	76
6.1.5 全细胞的制备方法.....	76
6.1.6 甘油脱氢酶的测定方法.....	76
6.1.7 甘油和二羟基丙酮的测定方法.....	76
6.2 实验结果和讨论.....	76
6.2.1 菌体在酵母膏-山梨醇培养基中的生长.....	76
6.2.2 菌体在玉米浆-玉米糖化液培养基中的生长.....	77
6.2.3 甘油对甘油脱氢酶的诱导作用.....	78
6.2.4 全细胞转化初始甘油浓度的确定.....	79
6.2.5 全细胞转化中 pH 的调控.....	80
6.2.6 全细胞转化批次稳定性的考察.....	81
6.3 小结与讨论.....	82
参考文献.....	83

第七章 总结与展望.....	84
致 谢.....	86

厦门大学博硕士论文摘要库

前言

由于化石能源资源的有限性和全球环境压力的增加，世界上许多国家都认识到了可再生能源与新能源的重要性。伴随着全球能源危机的到来，新能源的开发迫在眉睫，而生物柴油作为最具有开发潜力的新能源，发展最为迅速，但生物柴油技术的成熟和产量的大幅提高导致了其主要副产物废甘油的大量剩余，而市场上废甘油的需求量有限，故将废甘油转化为有附加值的精细化工品具有重大的经济效益和生态意义^[1-2]。

甘油是发酵法生产二羟基丙酮的原料，而二羟基丙酮性质、功能多样，是一种重要的化工原料、医药中间体与添加剂，特别是后续可开发的产品种类很多及应用在化妆品及皮革当中所具有的独特功效，使得研究、开发二羟基丙酮产品具有非常广阔的市场前景^[3]。

目前国内外二羟基丙酮的生产工艺及研究主要是生物法。国外很多国家如俄罗斯、日本、德国、英国、美国在二十世纪六、七十年代就已经工业化大规模发酵生产二羟基丙酮，并且二羟基丙酮已得到了广泛的实际应用。但是，国内对二羟基丙酮的认知度不高，生产研究的很少，目前没有工业化规模生产，仅有一些单位有中试装置和实验装置，但产量不大^[4]。因此，在国内建立相关产业，通过研究最适生产条件，大幅提高二羟基丙酮产量，降低二羟基丙酮的生产成本，进行二羟基丙酮产品开发研究不仅将给生产企业带来巨大的经济利益，而且也会带来巨大的社会效益^[5]。

第一章 绪论

1.1 二羟基丙酮

1.1.1 二羟基丙酮性质

二羟基丙酮或二羟丙酮 (dihydroxyacetone) 简称 DHA, 是一种最简单的多羟基酮糖; 在 pH6.0 时保持稳定, 易溶于水、丙酮、乙醇等有机溶剂。外观特征为白色粉末状结晶; 熔点为 $75^{\circ}\text{C} \sim 80^{\circ}\text{C}$ ^[6-7], 常温下是二聚体的结晶, 但当温度升高时变为单体; 其化学结构式如图 1-1 所示^[8]。

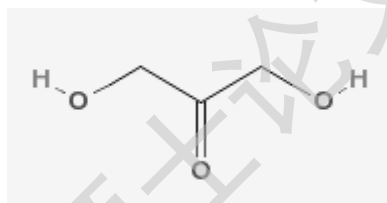


图 1-1 二羟丙酮的化学结构式

Fig. 1-1 Chemical structural formula of DHA

从图 1-1 可以看出二羟基丙酮中具有 3 个官能团, 化学性质比较活泼, 可参与多种反应, 比如缩合、聚合、羟醛、羟酮的缩合反应等^[9-13]。在工业上应用较多的是合成杂环化合物, 如呋喃, 脘唑等; 也可形成甘油三酯, 再通过酯化反应生成多种甘油三酯, 合成酮位取代化合物等反应^[14-16]。

1.1.2 二羟基丙酮的用途

二羟基丙酮作为一种重要的化工精细原料广泛地应用于医药、农药、涂料、染料颜料、香精香料、食品添加剂、饲料添加剂、日用化学品、高分子单体及聚合物、化工助剂、有机化工原料等行业^[17-19]。

在化妆品行业, 二羟基丙酮可以用于作为改进皮肤粘着性的遮光剂组合物, 作为添加剂防止水分的蒸发从而对皮肤有着很好的保湿效果; 对紫外线也有一定的屏蔽作用, 会使肤色变深形成古铜色, 因此也可作为防晒剂添加到化妆品中; 此外, 在对白癜风、白斑的治疗方面也有显著的效果^[20]。

在有机合成方面，二羟基丙酮于羟醛缩合反应制取各种手性化合物及制备糖类化合物、具有光学活性的仲醇、内酯和环状化合物，这些化合物有的可作为医药中间体。

在食品添加剂方面，由于二羟基丙酮作为糖代谢的中间物，在糖代谢中起重要作用。日本科技人员经过试验证明，在猪饲料中加入一定量的二羟基丙酮和丙酮酸盐(钙盐)的混合物(按 3: 1 的重量比配合)，能减少猪肉的脂肪含量，增加瘦肉率。Stanko 等^[21]研究发现了二羟基丙酮对肥胖女性的影响，日常饮食中添加一定量的二羟基丙酮可以明显降低失误的热量，从而达到减肥的效果。

在医疗制药方面，二羟基丙酮可作为抗病毒试剂，如可在一定条件下杀死鸡瘟病毒，也可以作为对心血管疾病、高血压、糖尿病等疾病的辅助药物，另外发现对艾滋病有预防作用^[21-25]。

另外二羟基丙酮的衍生体丙酮醛是合成胃药西咪替叮的重要中间体，丙酮醛与水或甲醇反应可制得应用广泛的乳酸或乳酸乙脂，丙酮醛通过酶作用可制备丙酮酸，电解可制备 3,4-二羟基-2,5 己二酮；另外丙酮醛还广泛应用在抗癌、抗高血压药、杀菌抗病毒药、放射致敏剂、橡胶制品抗氧化剂、化妆品和烟草工业的香料等^[26-31]。

1.1.3 二羟基丙酮的生产方法

目前，二羟基丙酮的生产方法主要有化学法和生物法。

化学法主要包括催化氧化法和化学合成法。催化氧化法是利用比较昂贵的金属催化剂或着非金属催化剂催化甘油直接生成二羟基丙酮，缺点是成本高，利用率低，对环境的影响大。比如甘油和氧气或空气为原料，在活性碳负载金属催化剂的作用下，在适合的的温度下，反应一段时间，间歇式一步反应制备二羟基丙酮；或是在 $\text{CuO} / \text{SiO}_2$ 催化剂上甘油脱水制二羟基丙酮，优点是转化率较高。最常见的二羟基丙酮化学合成方法主要有一溴丙酮酯化醇解法和 1,2-丙二醇的氧气氧化法两种，但是也有着原料价格高导致成本加大，反应设备要求高和对环境的破坏大等缺点^[32-33]。

微生物法是利用微生物产生的甘油脱氢酶，催化甘油的 2 位的羟基进行脱氢反应，生成二羟基丙酮^[33]。技术经济性和环境友好角度来考虑，微生物法生产二羟基丙酮有不少优点：如反应条件温和、原料利用率高、工艺简单、易于

控制等优点。微生物法生产二羟基丙酮相比化学法而言,符合国家推崇的绿色化工的要求,从而逐渐受到人们的广泛青睐^[34]。

1898年 Bertrand 首先报道了^[35]利用弱氧化醋酸杆菌 (*Acetobacter suboxydans*) 和氧化葡萄糖酸杆菌 (*Gluconobacter oxydans*) 发酵甘油生产二羟基丙酮。此外,产气克雷伯氏菌 (*Klebsiella aerogenes*)、膜璞毕赤酵母 (*Pichia membranifaciens*)、粗状假丝酵母 (*Candida valida*)、粗糙脉胞菌 (*Neurospora crassa*)、汉逊酵母 (*Hansenula polymorpha*)、大肠杆菌 (*Escherichia coli*)、地衣芽孢杆菌 (*Bacillus licheniformis*) 等也有报道能够将甘油转化为二羟基丙酮^[36]。自上世纪 50–60 年代起,科研人员逐步展开了微生物法生产二羟基丙酮的研究,并不断深入研究,内容主要涉及到发酵工艺的优化、菌种的诱变筛选、发酵底物和产物对二羟基丙酮合成的影响、反应动力学等^[37]。

在国内,浙江工业大学于 2001 年率先报道了^[37]微生物法转化甘油生产 DHA 的研究,并开展了发酵工艺优化、产业化放大等研究工作,华东理工大学魏东芝等^[38-39]构建了一种全新的基因工程菌,该菌株为用重组基因工程质粒转化到大肠杆菌中去,开辟了利用基因工程菌生产 DHA 的先例。利用该工程菌生产 DHA,提高了 DHA 的转化率,同时将菌体经预处理后循环利用,不仅降低了生产成本,而且缩短了发酵时间。

近年来,研究人员多从改进培养方式来优化产二羟基丙酮的条件,分批发酵的优点是能够避免发生杂菌污染,容易控制操作。把处于对数生长期的菌种接种到发酵培养基时,由于没有调整期,从而在短时间内获得大量生长旺盛的菌体,缩短了生产周期。但缺点是当底物甘油和产物二羟基丙酮的浓度过高时会产生了高渗透压,从而使得发酵菌体裂解、失活,从而导致二羟基丙酮的产率难以提高^[40-41]。

冯屏、周家春等^[42]利用在非生长培养基中弱氧化醋酸杆菌静止细胞发酵甘油制备二羟基丙酮。通过改变培养条件,研究了影响静止细胞氧化特性的因素。结果表明,处于非生长期的弱氧化醋酸杆菌表现出稳定的高氧化活性,二羟基丙酮转化周期缩短,获得了较高产率。研究人员采用膜生物反应器(MBR)连续培养发酵制取二羟基丙酮,通过膜的选择性过滤作用及时引出产物,有效地实

现生物产物的分离，避免了产物的高浓度带来的抑制，可以获得高的稳定性和催化性，极大的简化了分离纯化过程。

Herkmat 等^[43-44]研究人员研究了半连续重复补料分批发酵甘油生产二羟基丙酮的工艺，此过程可以省去接种、清洗、灭菌的环节，大大提高了二羟基丙酮的生产效率，但是该工艺过程必须保证产物二羟基丙酮的浓度不高于 70 g/L。因此，为了避免受产物二羟基丙酮的抑制作用，Baur 等^[44]又研究了半连续两阶段重复补料分批发酵生产二羟基丙酮的工艺，实验结果表明，发酵液中二羟基丙酮的浓度可达 80 g/L 而不受二羟基丙酮的抑制影响。

方柏山等^[45]将 GDH 和 1,3-丙二醇氧化还原酶 (PDOR) 相耦合，以 3-羟基丙醛和甘油为底物，利用 GDH 将甘油还原成二羟基丙酮产生 NADH，而 PDOR 氧化 3-羟基丙醛生成 1,3-丙二醇和 NAD⁺，该方法实现了辅酶的耦联和再生。

1.1.4 甘油和二羟基丙酮在微生物体内的代谢途径

甘油在微生物体内通过协助扩散进入微生物体内，进入细胞体内后有两种氧化途径和一种还原途径（见图 1.2）。

氧化途径一：进入细胞的甘油可被细胞膜上的甘油脱氢酶直接氧化成二羟基丙酮，此过程不需要 ATP 也不需要辅因子 NAD 的协助，而是直接靠电子传递链与 ADP 氧化磷酸化形成 ATP 的过程相耦合，氧作为最终的受体直接反应，当细胞中糖酵解和三羧酸循环缺乏时，此过程可以给细胞提供能量，作为甘油的主要代谢途径。而二羟基丙酮对细胞的生长不利被排出到胞外，当到达一定浓度的时候会大大影响甘油脱氢酶的活性，阻碍细胞的继续生长^[46]。

氧化途径二：有些菌株细胞膜上没有甘油脱氢酶的存在，只能进入细胞内在胞内甘油脱氢酶的作用下代谢，此过程需要 ATP 和辅因子的作用，甘油经 α -磷酸甘油最终生成磷酸二羟基丙酮，此过程的最适 pH 为 8.5-9.0。而工业上主要的发酵菌株弱氧化醋酸杆菌和氧化葡萄糖酸杆菌是通过氧化途径一来利用细胞膜上的甘油脱氢酶将甘油氧化生成 DHA。在没有抑制剂或去耦合试剂存在时，甘油既可以在细胞膜上反应也可进入细胞中代谢^[47]。

还原途径：甘油在甘油脱水酶和 1,3-丙二醇脱氢酶 (PDDH) 的作用下，第一步将甘油转化为 3-羟基丙醛，第二步转化为 1,3-丙二醇，这一过程是 1881

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士学位论文摘要库