

学校编码: 10384

分类号 _____ 密级 _____

学 号: 21620111152466

UDC _____

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

新鞘氨醇杆菌 US6-1 降解 HMW-PAHs 的
代谢路径和转录调控研究

Study on HMW-PAHs metabolic pathway and
transcriptional regulation in *Novosphingobium*

pentaromativorans US6-1

杨璐溪

指导教师姓名: 田蕴 教授

专 业 名 称: 水生生物学

论文提交日期: 2014 年 4 月

论文答辩时间: 2014 年 5 月

学位授予日期: 2014 年 月

答辩委员会主席: _____

评 阅 人: _____

2014 年 05 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(应用与环境微生物)课题(组)的研究成果,获得(应用与环境微生物)课题(组)经费或实验室的资助,在(应用与环境微生物)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

目录

目录	1
Contents	1
摘要	1
Abstract	1
第一章 前言	1
1 高分子量 PAHs 的危害及生物降解	1
1.1 高分子量 PAHs 的危害	1
1.2 降解苯并芘的微生物	2
2 苯并芘生物降解过程中关键酶的研究进展	10
2.1 环羟基化双加氧酶 (RHOs) 研究进展	10
2.2 中心代谢途径酶反应研究进展	11
3 多环芳烃生物降解的代谢调控网络研究进展	14
3.1 芳烃降解菌代谢网络构建—以 <i>Mycobacterium vanbaalenii</i> PYR-1 为例	14
3.2 芳烃降解菌调控网络研究进展	18
4 新鞘氨醇杆属细菌的研究进展	19
5 本论文的研究内容及意义	20
第二章 材料与方法	22
1 材料	22
1.1 实验菌株	22
1.2 培养基	22
1.3 主要药品试剂	22
1.4 主要溶液配制	23
1.5 主要仪器	23

1.6 主要分析软件	24
2 基本方法	24
2.1 PAHs 降解率测定	24
2.2 质粒敲除与检验	25
2.3 Uv-Vis 检测菌株对 PAHs 及其中间代谢产物的利用	27
2.4 目标基因的定量 PCR	28
2.5 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 全转录组测序	30
2.6 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 链特异转录组测序	30
2.7 电子传递系统活性 (ETSA) 的检测	30
第三章 结果与分析	32
1 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 对 PAHs 的降解特性	32
1.1 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 对菲的降解	32
1.2 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 对芘的降解	32
1.3 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 对苯并芘的降解	33
2 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 基因组分析	35
2.1 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 全基因组基本分析	36
2.2 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 质粒的分析	39
2.3 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 中 RHOs 基因的分析	52
3 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 与突变株 <i>N. pentaromativorans</i> CPUS6-1 的比较	62
3.1 突变株 <i>N. pentaromativorans</i> CPUS6-1 (去除质粒菌株) 的获得	62
3.2 突变株 <i>N.pentaromativorans</i> CPUS6-1 的验证	63
3.3 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 与突变株 <i>N. pentaromativorans</i> CPUS6-1 对芳 烃类物质的降解	64
4. <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 中 RHOs 基因以及质粒上部分基因在 PAHs 降解过 程中的差异表达	89
4.1 引物特异性及扩增效率分析	90
4.2 RHOs 基因以及质粒上部分基因的表达动力学分析	92
5 <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 在苯并芘培养条件下全转录组分析	96

6 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 的链特异比较转录组分析	98
6.1 RHOs 基因差异表达分析	98
6.2 全局调控相关基因差异表达分析	99
7 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 降解苯并芘过程中的生理应答机制.....	102
7.1 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 在苯并芘的降解过程中的生理指征的变化	102
7.2 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 在苯并芘的降解过程中基因表达差异	105
第四章 讨论	118
1 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 对 PAHs 的降解特性	118
2 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 降解芳烃物质的代谢路径推测	118
3 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 中 RHOs 基因以及质粒上部分基因在 PAHs 降解过程中的作用	121
4 <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 在苯并芘降解过程中的生理应答机制.....	122
第五章 结论与展望	125
1 结论	125
2 本论文创新点.....	125
2.1 新内容.....	125
2.2 新技术.....	126
3 展望	126
参考文献	127
附录	135
参与的科研课题、发表和待发表的学术论文.....	135
科研课题:	135
发表和待发表的学术论文:	135
致谢	136

Contents

Abstract(in Chinese)	1
Abstract(in English)	1
Chapter 1 Introduction	1
1 The harmfulness of HMW-PAHs and its biodegradation	1
1.1 The harmfulness of HMW-PAHs.....	1
1.2 Benzo[a]pyrene-degrading microorganism.....	2
2 The key enzyme involved in benzo[a]pyrene bioremediation	10
2.1 Ring-hydroxylating oxygenase research.....	10
2.2 The enzyme involved in central metabolic pathway research.....	11
3 The study of metabolic and regulatory networks for PAHs bioremediation.....	14
3.1 Metabolic network research-- an example from <i>Mycobacterium vanbaalenii</i> PYR-1	14
3.2 Regulatory networks research for PAHs bioremediation.....	18
4 Advances in <i>Novosphingobium</i>	19
5 Objectives and significance of this study	20
Chapter 2 Materials and Methods	22
1 Materials	22
1.1 PAH-degrading strain	22
1.2 Media	22
1.3 Reagents	22
1.4 Reagents preparation.....	23
1.5 Equipments.....	23
1.6 Main software.....	24
2 Methods.....	24
2.1 Analysis of PAHs biodegradation	24

2.2 Curing and detection plasmid.....	25
2.3 Detection PAHs and intermediate metabolites though UV-Vis.....	27
2.4 Kinetic analysis of key enzyme expression.....	28
2.5 Transcriptome sequencing for <i>N.pentaromativorans</i> US6-1.....	30
2.6 Strand-specific RNA sequencing for <i>N.pentaromativorans</i> US6-1.....	30
2.7 Measurement of ETS activity.....	30
Chapter 3 Results and Analysis	32
1 The PAHs degradative characteristics of <i>N. pentaromativorans</i> US6-1.....	32
1.1 Biodegradation of phenanthrene.....	32
1.2 Biodegradation of pyrene.....	32
1.3 Biodegradation of benzo[a]pyrene	33
2 Analysis the genome of <i>N. pentaromativorans</i> US6-1	35
2.1 Basic analysis the genome of <i>N. pentaromativorans</i> US6-1	36
2.2 Analysis the plasmid of <i>N. pentaromativorans</i> US6-1	39
2.3 Analysis Ring-hydroxylating oxgenase from <i>N. pentaromativorans</i> US6-1	52
3 The comparison <i>N. pentaromativorans</i> US6-1 and mutant <i>N. pentaromativorans</i> CPUS6-1	62
3.1 Isolation of mutant <i>N. pentaromativorans</i> CPUS6-1.....	62
3.2 Confirming of mutant <i>N. pentaromativorans</i> CPUS6-1.....	62
3.3 The comparison the aromatic substance biodegradation by <i>N.</i> <i>pentaromativorans</i> US6-1 and mutant <i>N. pentaromativorans</i> CPUS6-1	64
4 Kinetic analysis of ring-hydroxylating oxgenase and some genes in pLA1 from <i>N.</i> <i>pentaromativorans</i> US6-1 expression	89
4.1 Analysis of primer's specificity	90
4.2 Real-time reverse transcription (RT)-PCR.....	92
5 Analysis transcriptome for <i>N.pentaromativorans</i> US6-1.....	96
6 Analysis strand-specific transcriptome for <i>N.pentaromativorans</i> US6-1.....	98
6.1 Analysis the differentially expressed genes of ring-hydroxylating oxgenase.....	98

6.2 Analysis the differentially expressed genes of global regulation	99
7 Physiological response mechanism of <i>N.pentaromativorans</i> US6-1 involved in benzo[a]pyrene bioremediation.....	102
5.1 The changes of physiological indications	103
5.2 Analysis the differentially expressed genes	105
Chapter 4 Discussion	118
1 PAHs degradative characteristics of US6-1	118
2 The proposed PAHs degradation pathway by US6-1	118
3 The role of ring-hydroxylating oxygenase and some genes in pLA1 from US6-1	120
4 Physiological response mechanism of US6-1 involved in benzo[a]pyrene bioremediation.....	122
Chapter 5 Conclusion and Perspective	124
1 Conclusions	124
2 Statement of novelty	124
2.1 New object.....	124
2.2 Novel research technique	125
3 Perspectives.....	125
References	127
Appendix	135
Projects and Publications	135
Projects.....	135
Publications	135
Acknowledgements.....	136

摘要

多环芳烃 (PAHs) 是一类在环境中广泛分布的有机化学污染物, 具有“三致” (致癌、致畸、致突变) 效应, 通过食物链的传递会对生态环境和人体健康造成极大危害。目前研究结果表明, 微生物的降解与转化是消除 PAHs 污染的有效方式之一。以苯并芘 (BaP) 为代表的高分子量 PAHs (HMW-PAHs) 因其结构稳定、难降解, 可在环境中长期存在。能以 BaP 为唯一碳源和能源进行矿化的微生物研究报道较少, 代谢路径也不够清楚。本论文以一株筛选自海洋环境的、高效的 PAHs 降解菌 *Novosphingobium pentaromativorans* US6-1 为模式菌株, 结合实时荧光定量 PCR 技术和链特异转录组测序技术, 针对其对菲 (Phe)、芘 (Pyr) 和苯并芘的降解特性, 降解关键酶在不同 PAHs 诱导下的差异表达, 质粒 pLA1 在芳烃降解中的作用, 以及在苯并芘胁迫条件下生理应答过程等进行了较为系统的研究。

主要研究结果如下:

1. 采用 GC/MS 技术, 检测了新鞘氨醇杆菌 US6-1 对 Phe、Pyr 和 BaP 的降解能力, 结果显示: US6-1 分别在 24h, 48h 和 6d 培养后, 对起始浓度为 10ppm 的菲、芘和苯并芘的降解率可达 99.02%, 52.88% 和 14.54%。说明新鞘氨醇杆菌 US6-1 能以 Phe、Pyr 和 BaP 为唯一碳源和能源生长, 在培养 12h、48h 和 6d 后已经分别启动了对 Phe、Pyr 和 BaP 的降解;

2. 对新鞘氨醇杆菌 US6-1 基因组进行分析, 发现了两条中心代谢路径, 分别为原儿茶酸代谢路径和邻苯二酚代谢路径。其中原儿茶酸代谢路径的基因主要分布在在染色体上, 而邻苯二酚代谢路径的关键基因主要分布在质粒 pLA1 上。应用 SDS-变温法得到了一株敲除质粒 pLA1 的突变株 CPUS6-1, 比较 US6-1 和 CPUS6-1 在降解 16 种芳烃 (苯并[a]芘、芘、菲、蒽酮、1-羟基-2 萘甲酸、1-萘酚、2-萘酚、萘、水杨酸、邻苯二酚、苯甲酸、龙胆酸、4-羟基苯甲酸、原儿茶酸、邻苯二甲酸、间苯二酚) 时的差异, 证实了邻苯二酚代谢路径存在于质粒 pLA1 上, 同时发现了质粒 pLA1 在芳烃降解中起着关键作用。我们还发现 US6-1 能降解龙胆酸, 但是 CPUS6-1 却不能降解, 说明有一条未知的龙胆酸代谢路径存在于质粒 pLA1 上, 或者质粒 pLA1 控制着龙胆酸降解路径基因的表达;

3. 对新鞘氨醇杆菌 US6-1 的基因组中降解 PAHs 的功能基因进行进一步分

析，发现了 17 个具有环羟基化双加氧酶（RHOs）保守结构域的基因，经过 ClassRHO 软件分析后，17 个 RHOs 中有 7 个得到了准确分型。除 RHOs 外，对质粒上分布的其他降解基因及调控基因，在 PAHs 降解时 mRNA 水平上的表达差异进行了跟踪，结果显示：RHO type I NSU_3626 的表达量和未得到分型的 RHONSU_PLA1141 与其他两种类型的 RHOs 明显不同，而其它基因的表达模式基本相同，均是在 Phe 和 BaP 降解条件下基因的表达量高于 Pyr。

4. 在以 BaP 为唯一碳源和不添加任何碳源的情况下，以细菌全局调控系统的关键基因为分子标记，应用链特异转录组测序技术结合实时荧光定量 PCR 技术，跟踪高分子量 PAHs (BaP) 胁迫下，US6-1 在饥饿应答、群体感应以及启动细胞程序性死亡等应急反应过程中的基因表达差异，结果显示：针对 OD₆₀₀、ETSA 和 CFU 进行了检测，发现新鞘氨醇杆菌 US6-1 在培养过程中，其 OD₆₀₀ 值变化不大，而 CFU 变化幅度较大，由此我们可以得出新鞘氨醇杆菌 US6-1 会从可培养状态变为不可培养状态以适应不适环境；针对降解路径中的降解基因和应急反应调节基因进行了相对基因表达含量测定，结果表明新鞘氨醇杆菌 US6-1 在 BaP 组和 Control 组内降解基因的表达和应急反应调节基因的表达有相似之处，都可调控自身的基因表达对不良环境的变化做出有效应答。

关键词：新鞘氨醇杆菌；高分子量多环芳烃（HMW-PAHs）；代谢路径；应急响应；转录组

Abstract

Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) are one class of organic pollutants which are widely distributed in the environment. They are carcinogenic, teratogenic, and mutagenic to living organisms through food chain. It is an efficient way to recover PAHs contamination by microbial remediation. Currently, there is only limited information regarding to the bacterial biodegradation pathway and physiological regulation mechanism of HMW-PAHs such as BaP, because they are structurally stable and nonbiodegradable. In order to gain insight into the mechanism of HMW-PAHs, *Novosphingobium pentaromativorans* US6-1, a marine bacterium isolated from muddy sediment of Ulsan Bay, Republic of Korea, was used to study the PAHs degradative characteristics, identification of the functional genes involved in the biodegradation base on transcriptome and Real-time PCR analysis of *N. pentaromativorans* US6-1 exposed to phenanthrene, pyrene and benzo[a]pyrene, proposing PAHs biodegradation pathway, elucidating the role of megaplasmid pLA1 and physiological response mechanism involved in benzo[a]pyrene bioremediation.

The main results were as follows:

1. *N. pentaromativorans* US6-1 could degrade PAHs effectively, the biodegradation rate of 10ppm phenanthrene, pyrene and benzo[a]pyrene decreased by 99.02%, 52.88% and 14.54% respectively. Combined with the culture changing to yellow, US6-1 started to degrade phenanthrene, pyrene and benzo[a]pyrene at 12h, 48h, 6d respectively.

2. To analyze the genome of strain US6-1, we found two central metabolic pathways, protocatechuate metabolic pathway and catechol metabolic pathway. In addition, protocatechuate metabolic pathway existed in chromosome. Otherwise, catechol metabolic pathway indwelled in megaplasmid pLA1. We applied SDS-temperature method to obtain a mutant *N. pentaromativorans* CPUS6-1 (curing megaplasmid pLA1). To confirm the presence of catechol metabolic pathway in pLA1, we compared different aromatic degradation by strain US6-1 and strain CPUS6-1, meanwhile found that pLA1 plays a key role in aromatic degradation;

3. A total of 17 ring-hydroxylating oxygenase genes (RHOs) had conserved

domains in the genome of strain US6-1. After ClassRHO software running, seven of them had got accurate types. Real-Time PCR was used to compare RHOs and the other genes in pLA1 gene expression induced by phenanthrene, pyrene and benzo[a]pyrene. The results indicated that the genes were same unregulated after exposure to PAHs; Gene expression in the Phe and BaP degradation conditions were significantly higher than Pyr, otherwise the NSU_3626 and NSU_PLA1141 are inverse. Because there were similarities in the structures of Phe and BaP which may lead to express the same genes, but Pyr had a different structure.

4 strain US6-1 were tested OD600, ETSA and CFU in the culture with BaP as the sole source of carbon and energy (hunger environment). Its OD600 values changed little, while the CFU had the large magnitude of change, which means that strain US6-1 can be cultured to non-culturable that has be adapted the discomfort environment. We used real-time quantitative PCR to determin relative gene expression levels involed in biodegradation genes and emergency response regulator genes. The results show that the BaP group and Control group regulate gene expression are similar. strain US6-1 can regulate gene expression to adapt adverse environmental changes effectively.

Keywords: *Novosphingobium*; High-molecular-weight PAHs (HMW-PAHs); metabolic pathway; Emergency response ; transcriptome

第一章 前言

1 高分子量 PAHs 的危害及生物降解

1.1 高分子量 PAHs 的危害

多环芳烃(PAHs)是一类由两个或两个以上苯环组成的常见有机^[1,2]污染物,有机物燃烧和矿物燃料的使用是环境中 PAHs 的主要来源,人类活动的增加也使 PAHs 不断增加。因其具有潜在的致癌、致畸和致突变毒性作用,引起学者的广泛关注^[3-6]。PAHs 因其苯环数目不同,可以分为低分子量 PAHs (Low Molecular Weight PAHs, LMW-PAHs) 即苯环数 ≤ 3 (如萘、菲)和高分子量 PAHs (High Molecular Weight PAHs, HMW-PAHs) 即苯环数 > 3 (如芘、苯并[a]芘)。随着苯环数增加,其脂溶性越强,水溶性越低,其致癌性也随着苯环数的增加而增强。因此 PAHs 很容易被吸附在土壤或累积在生物体中,特别是 HMW-PAHs 可以保持其固有的毒性而持续存在。

苯并[a]芘 (Benzo[a]pyrene, BaP) 是由 5 个苯环组成的一种多环芳烃化合物,致癌性极强,Ames 实验显示阳性,能够导致染色体畸变,染色体交换以及无序的 DNA 合成^[7]。世界卫生组织国际癌症研究中心经大量的动物试验以及临床观察分析,指定其为一级致癌物质。BaP 是一种黄色针状结晶体,不溶于水,易溶于苯、乙醚、氯仿、丙酮等有机溶剂,是一切含碳燃料和有机物热解过程中的产物。由于大气沉降、颗粒物吸附等作用, BaP 在海洋沉积环境中广泛分布且性质稳定,犹如一颗“定时炸弹”时刻威胁着海洋生物与人类安全。因其高共轭性导致了它在自然界分布广泛且性质稳定,人们常以 BaP 作为 PAHs 的指示物,通过研究其在环境中的产生、迁移、转化、降解及毒理作用来判断 PAHs 的污染情况,它已成为国内外环境监测的重要指标之一^[7]。

近几十年来,科学工作者对多环芳烃结构与其致癌性之间的关系,提出了许多理论,如“双区理论”、“K 区理论”^[8]。研究者认为具有致癌活性多环芳烃的分子大都含有菲环结构。关于 BaP 致癌机理尚有争议,但意见一致的是进入人体的 BaP 是不直接致癌的,而是经过细胞微粒体中的混合功能氧化酶激活后才具有致癌性。苯并芘分子相当于菲 9,10-键位(又称中菲键)可发生反应产生的衍生物,

能形成致癌中心，即“K区”。“K区”在4,5键有较大的电子密度。当“K区”衍生物进入机体后，由于它的亲电性，很容易与带负电的物质以共价键结合，从而影响机体的生化进程^[9]。BaP进入机体后，除少部分以原形随粪便排出外，一部分经肝、肺细胞微粒体中混合功能氧化酶激活而转化为数十种代谢产物，其中转化为羟基化合物或酮类者，是一种解毒反应；转化为环氧化物，特别是转化成7,8-环氧化物，则是一种活化反应，7,8-环氧化物再代谢产生7,8-二氢二羟基-9,10-环氧化物，便可能是最终致癌物。这种最终致癌物有四种异构体，其中的(+)-BP-7 β ,9 α -二醇体-9 α ,10 α -环氧化物-BaP，已证明致癌性最强，它与DNA形成共价键结合，造成DNA损伤^[10]，如果DNA不能修复或修而不复，细胞就可能发生癌变，而其它三种异构体也有致癌作用^[11, 12]。

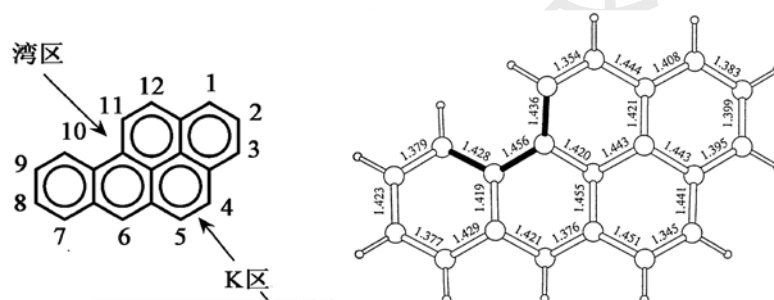


图 1.1 BaP 的结构式(部分引自 Carrell^[13])

Fig1.1 Structural formula of BaP

1.2 降解苯并芘的微生物

自然环境中存在着大量够降解 PAHs 的微生物。微生物具有降解能力强、代谢速率高、且对环境友好等特点，如环境中的有些微生物能最终将苯并芘完全矿化，转化为无毒的终产物，如 CO₂、水、简单的醇或酸甚至用于微生物自身生物量的增多等。因而应用微生物修复 PAHs 污染的环境已占主导地位^[14]。相对于 HMW-PAHs (BaP 等)，能降解 LWM-PAHs (萘、菲等) 的微生物数量更多，并且降解速率更快、降解机理了解更为清楚^[15]。但 HMW-PAHs 因其结构稳定、难以降解、降解微生物类群少、毒性大等特点，降解机制研究进展缓慢^[16]。

BaP 等 HMW-PAHs 因在环境中结构稳定、难降解，能以其为唯一碳源和能

源进行矿化的微生物研究鲜有报道。利用微生物降解 5 环或以上的 PAHs 的要比 4 环或以下的同系物更为困难，因为随着苯环数的增加，PAHs 的溶解度也随之下降，难以被微生物捕获和利用，从而导致降解率降低。随着研究的不断深入，人们也在自然界中发现能降解 BaP 等高分子量多环芳烃的微生物，包括真菌、藻类和细菌等。比如：*Novosphingobium pentaromativorans* US6-1^[17]、*Mycobacterium vanbaalenii* PYR-1^[18]、*Rhodococcus* sp. P14^[19]等。

1.2.1 降解苯并芘的真菌

真菌降解 BaP 等 HMW-PAHs 时，有着自己的优势。首先真菌的体表面积较大，能够较容易吸附不溶于水的 PAHs 物质，其次真菌在生长代谢过程中能产生类似表面活性剂的物质，这能加大 PAHs 的溶解性，促进 PAHs 进入细胞的，从而提高对 HMW-PAHs 的降解和矿化。真菌代谢 PAHs 的过程中包含许多酶系统，包括细胞内的细胞色素 P450、细胞外的木质素过氧化物酶、锰过氧化物酶及漆酶等^[20]。许多真菌氧化 BaP 的机理和哺乳动物代谢苯并芘是类似的。哺乳动物代谢 BaP 一般是通过微粒体上的细胞色素 P450 单加氧酶。真菌通过细胞色素 P450 单加氧酶首先氧化苯并芘形成反式-二氢二醇。在绮丽小克银汉霉和曲霉菌的氧化产物中检测到了反-7,8-二氢二醇—苯并芘和反-9,10-二氢二醇-苯并芘。反-9,10-二氢二醇-苯并芘在 7,8 位进一步氧化形成了 9,10-环氧二醇-苯并芘^[21]。Cerniglia 和 Gibson 进一步提出 9,10-环氧二醇-苯并芘可最终水解形成四氧化物^[2]。

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.

廈門大學博碩士論文摘要庫