

斜卧青霉纤维素酶系的酶学研究

曲音波 高培基 王祖农

(山东大学微生物研究所, 济南)

使用包括疏水相互作用色谱在内的多种色谱分离技术, 对斜卧青霉的纤维素酶进行了系统的分离纯化。共分得一种 β -葡萄糖苷酶, 六种 β -葡聚糖纤维二糖水解酶和八种内切 β -葡聚糖酶组分。其中六种分别进一步分离为二到六个亚组分。多数达到电泳纯。系统地研究了各组分的分子组成和酶学特征。并用计算机对各酶组分及其它来源的纤维素酶组分的氨基酸组成进行了统计分析, 推论了它们之间的相互关系。据以提出转译后修饰的假说, 以解释纤维素酶系多组分性和微异质性产生的原因。

关键词 斜卧青霉; 纤维素酶系; β -葡萄糖苷酶; β -葡聚糖纤维二糖水解酶; 内切 β -葡聚糖酶

纤维素酶的比活力一般都较低。据估计, 纤维素水解成葡萄糖所需的酶蛋白要比淀粉相应水解所需的大 100 倍^[1]。这是影响纤维素酶实际应用的重要原因之一。纤维素酶是由多种酶组分组成的酶体系。组分之间存在着明显的协同作用。要提高酶的比活力, 必须对酶系的组成、性质及相互关系有较深入的了解。近年来, 国内外在这方面都进行了大量工作, 但多以木霉纤维素酶为材料, 对其它来源的纤维素酶研究较少。不同来源纤维素酶的组成往往不同。我们曾选育到一株斜卧青霉的突变株 JU 1, 具有较高的产酶能力, 酶系组分较全, 并有明显的抗降解物阻遏特性, 在理论和应用研究中都有一定的潜在价值^[2,3]。为了加深对斜卧青霉纤维素酶系的了解, 我们对 JU 1 菌株的粗酶制剂进行了全面系统的分离纯化, 研究了分离到的各酶组分的酶学性质, 分析了组分间的相互关系。

材料和方法

(一) 材料

1. 粗酶制剂: 将 JU 1 菌株的培养液离心除

菌体后, 用 80% 饱和度硫酸铵沉淀, 离心收集沉淀物, 真空干燥成粗酶粉。

2. 磷酸膨胀纤维素按参考文献[4]制备。

(二) 蛋白质分离鉴定

1. 交联葡聚糖凝胶 (Sephadex G-100) 和琼脂糖凝胶 (Sephacrose 6B) 过滤色谱、DEAE 琼脂糖凝胶 (DEAE Bio-gel A) 和 CM 琼脂糖凝胶 (CM Bio-gel A) 离子交换色谱: 均采用常规方法^[5]。凝胶过滤色谱 Tris-HCl 洗脱液 pH 为 5.5。两种离子交换色谱的平衡 pH 分别为 6.8 和 3.8, 用不同斜率的线性氯化钠浓度梯度洗脱, 分部收集。测定 280 nm 吸光度 A_{280} 。测定各种酶活力、电导率, 用聚丙烯酰胺凝胶电泳来检测分离效果。

2. 疏水相互作用色谱: 使用 1.6×20 cm 苯基交联琼脂糖凝胶 (phenyl-Sepharose CL-4B) 色谱柱。用含 4 mol/L NaCl 的 5 mmol/L Tris-HCl 缓冲液 (pH 5.8) 平衡。将含同样浓度氯化钠的酶溶液上柱吸附。用 4—0 mol/L 氯化钠连续浓度梯度洗脱。分部收集, 检测同上。

3. 聚丙烯酰胺凝胶垂直板式不连续电泳、

本文于 1986 年 11 月 17 日收到。

疏水相互作用色谱和等电聚焦电泳承蒙复旦大学陆卫平同志和徐州医学院张光毅同志帮助指导, 氨基酸分析由本所三室协助进行, 特此一并感谢。

SDS 聚丙烯酰胺凝胶垂直板式电泳和分析用聚丙烯酰胺凝胶等电聚焦电泳按文献[6]进行。等电聚焦电泳使用 pH 3.5—10 的 Ampholine 作两性载体。

(三) 分析测定方法

1. 纤维素酶活力测定^[1]: β -葡萄糖苷酶活、微晶纤维素酶活和磷酸膨胀纤维素酶活均采用同 CMC 酶活测定相似的方法, 使用国际单位 (IU, mol/min)。

2. 粘度法测定内切 CMC 酶活^[7]。

3. 水解产物用薄层色谱分析^[1]。

4. 酚-硫酸法测定酶蛋白中总糖含量^[1]。

5. 酶蛋白氨基酸组成分析: 向酶蛋白溶液中加入浓盐酸, 使酸的终浓度为 6 mol/L, 抽气、充氮、封管。110℃ 水解 24 小时。50℃ 减压浓缩至干。用 0.02 mol/L HCl 重溶后, 用日立 835 型氨基酸自动分析仪测定氨基酸组成。色氨酸、半胱氨酸和蛋氨酸因受破坏较重而未计算。氨基酸相对百分含量指特定氨基酸残基的残基数, 在所测十七种氨基酸(其中谷氨酰胺并入谷氨酸, 门冬酰胺并入门冬氨酸)的总残基数中所占的百分比。

结果和讨论

(一) 酶组分的分离、纯化

斜卧青霉 JU1 菌株纤维素酶多酶体系各组分的分离、纯化过程见图 1。

在整个分离纯化过程中, 先后使用了交联葡聚糖凝胶过滤色谱、琼脂糖凝胶过滤色谱、DEAE 琼脂糖凝胶阴离子交换色谱、CM 琼脂糖凝胶阳离子交换色谱和苯基交联琼脂糖凝胶疏水相互作用色谱等三类五种分离技术。由于 JU1 纤维素酶系的组分众多, 组分间差异较小, 通常使用的凝胶过滤和离子交换色谱还难以将它们全部分开。我们利用疏水相互作用色谱分离纯化纤维素酶取得良好效果。

通过使用多种色谱技术进行反复分离, 共分得一种 β -葡萄糖苷酶, 六种 β -葡聚糖纤维二糖水解酶 (CBH) 和八种内切 β -葡聚糖酶 (EG) 组分。

所有酶组分在 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳中都基本上表现为单带 (CBH 1c 和 EG-Va 组分各含一相邻的微量小带)。对照标准蛋白质, 推算出各纤维素酶组分的分子量 (表 1)。 β -葡萄糖苷酶分子量较大, 用琼脂糖凝胶过滤法估算约为 310,000。SDS 电泳测得分子量与根据酶组分在凝胶过滤色谱中的洗脱特性估算的分子量相似, 说明这些酶组分都不含亚单位。

在不加 SDS 的不连续聚丙烯酰胺凝胶电泳中, 多数纤维素酶组分也表现为单带 (图版 I-1), 达到了电泳纯。但 CBH 中的 1b、1c 和 EG 中的 11a、11b、Va、Vb 六种组分呈现程度不同的宽带。将这六种组分分别上 CM 琼脂糖凝胶色谱柱, 用低斜率的线性氯化钠浓度梯度 (0—100 mmol/L 或 0—50 mmol/L) 洗脱, 又可各出现 2—6 个分离程度不同的纤维素酶蛋白峰。Vb 组分经再分离后的电泳图谱见图版 I-2。这些小蛋白质带的分子量和酶学性质相同, 只是电学性质略有差别 (表 2), 被称为该组分的亚组分。

表 2 中列出的 CMC 酶的随机性指酶组分用粘度法测得的比活性单位数与糖化法测得的比活性单位数之比, 反映了酶组分作用于纤维素分子时作用位点的随机性程度。

在用分析等电聚焦电泳进一步检测酶组分纯度时发现, 除少数酶组分或亚组分 (如 1Va, G111a 21, G111a 23, Vb 2, Vb 3) 表现为单带外, 多数在添加或不添加 SDS 的聚丙烯酰胺凝胶电泳中呈单带的酶组分, 在等电聚焦电泳中又都分离成多条蛋白质带, 充分揭示了 JU1 纤维素酶系的极端复杂性。

(二) 各酶组分的酶学特征

表 3 列出了含量较高的十一种主要酶组分的底物特异性。

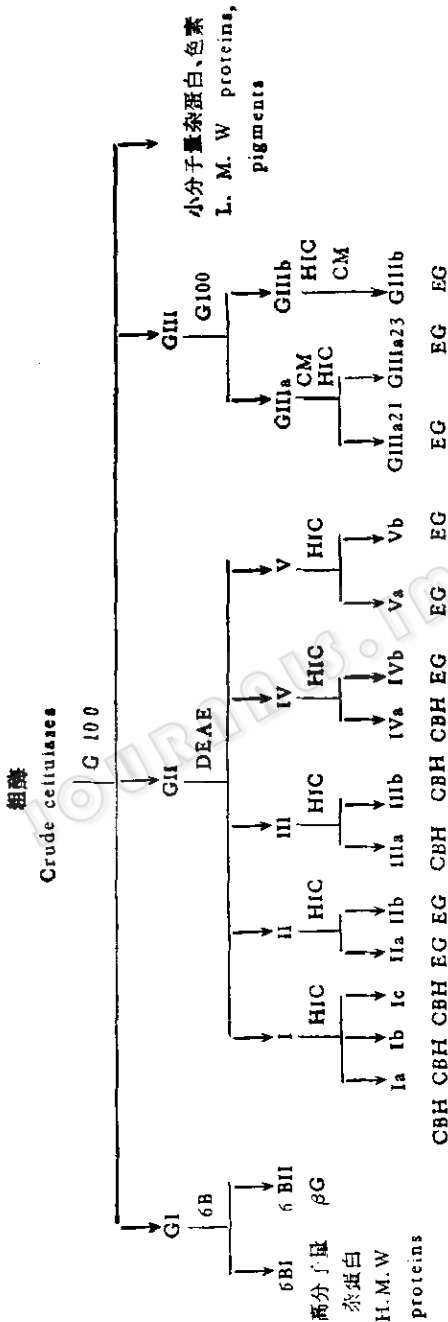


图 1 斜卧青霉纤维素酶系酶组分的分离纯化过程简图

Fig. 1 Summary of fractionation and purification scheme for the components of *Penicillium decumbens* cellulase system

G100: 交联葡聚糖凝胶过滤 Sephadex G-100; 6B: 琼脂糖凝胶过滤 Sepharose 6B; DEAE 阴离子交换色谱 DEAE; Bio-ge: A; CM: 阳离子交换色谱 CM Bio-ge: A; HIC: 疏水相互作用色谱 Phenyl-Sephacrose CL-4B; β G: β -葡萄糖苷酶 β -glucosidase; CBH: 纤维二糖水解酶 Cellobiohydrolase; EG: 内切 β -葡聚糖酶 Endo- β -glucanase.

表 1 纤维素酶各组分的分子量

Table 1 Molecular weight of the cellulase components

CBH 组分 CBH component	分子量 Molecular weight	EG 组分 EG component	分子量 Molecular weight
Ia	53,000	IIa	49,000
Ib	52,000	IIb	55,000
Ic	57,000	IVb	41,000
IIIa	57,000	Va	57,000
IIIb	60,000	Vb	60,000
IVa	47,000	GIIIa 21	28,500
		GIIIa 23	34,000
		GIIIb	24,000

表 2 Vb 组分各亚组分性质的比较

Table 2 Properties of the sub-components of Vb component

		Vb1	Vb2	Vb3	Vb4	Vb5	Vb6
	分子量 Molecular weight	60,000	60,000	60,000	60,000	60,000	60,000
CMC 酶	糖化力 (IU/mg protein) Saccharifying power	100	113	110	130	102	92
CMCase	粘度法 (U/mg protein) Viscosity method	4,667	4,895	4,877	4,882	4,731	4,878
	随机性 (U/U) Randomness	46.7	42.6	44.3	37.6	46.5	53.2
	磷酸膨胀纤维素酶 (IU/mg protein) Activity to swollen cellulose	28.0	29.3	29.7	35.3	33.3	36.3
	酶蛋白含糖量 (Wt%) Carbohydrate content	38.8	16.5	11.1	11.8	12.2	12.3
	主带等电点 Isoelectric point	—	4.3	4.4	5.1	5.1	5.8
	电泳迁移率 Electrophoretic mobility	37	34	33	31	30	27

除了主要作用于纤维二糖和 β -芳基葡萄糖苷的 β -葡萄糖苷酶 (EC 3.2.1.21) 组分外, 根据各酶组分对羧甲基纤维素 (CMC) 有无明显作用, 可将酶组分区分为两类: 分解 CMC 的内切 β -1, 4-葡聚糖酶 (EC 3.2.1.4), 和不分解 CMC 但在内切 β -葡聚糖酶协同下可显著水解棉花的外切 β -1, 4-葡聚糖酶。用薄层色谱法分析了它们的小分子产物 (图 1), 发现内切型酶的产物既有纤维二糖, 也有葡萄糖。而外切型酶的产物则基本上只有纤维二糖。因而后者属于 β -葡聚糖纤维二糖水解酶

(EC 3.2.1.91)。

各内切酶组分按作用随机性大小排列, 顺序为: GIIIb > GIIIa 21 > IIa > IIb > Va > Vb。这一顺序恰好同酶组分的分子量排列顺序相对应。分子量越小的酶组分作用随机性越大。这种对应关系的实质有待深入研究。

表 4 和表 5 列出了主要纤维素酶组分的各种动力学常数。比较各酶组分的动力学常数, 可以发现每类酶内各组分的动力学常数各不相同, 反映了各组分间在底物亲和力和催化效力上的差异。

表 3 纤维素酶各组分的底物特异性

Table 3 Substrate specificity of the cellulase components

		Ib 3	IIIa	IIIb	IVa	IIa	IIb	Va	Vb	GIIIa 21	GIIIb	β G
脱脂棉 (mIU/mg prot.) Absorbent cotton		5.6	4.2	14.2	6.3	5.6	12.2	7.3	12.5	7.6	4.2	0
微晶纤维素 (mIU/mg prot.) Microcrystalline cellulose		79	60	76	76	48	83	47	74	93	10	0
磷酸膨胀纤维素 (IU/mg prot.) Acid swollen cellulose		2.5	1.0	1.3	2.0	29.3	36.0	37.7	50.0	42.0	36.7	0.4
CMC	粘度法 (U/mg prot.) Viscosity method	0	0	75	0	9,710	5,200	5,800	4,970	17,900	23,400	0
	糖化力 (IU/mg prot.) Saccharifying power	0	0	0.7	0	113	70	143	130	138	120	0
	随机性 Randomness	0	0	107	0	86	74	41	38	129	195	0
纤维二糖 (IU/mg prot.) Cellobiose		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28.6
对硝基苯葡萄糖苷 (IU/mg prot.) <i>p</i> -nitrophenyl- β -glucoside		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71.4

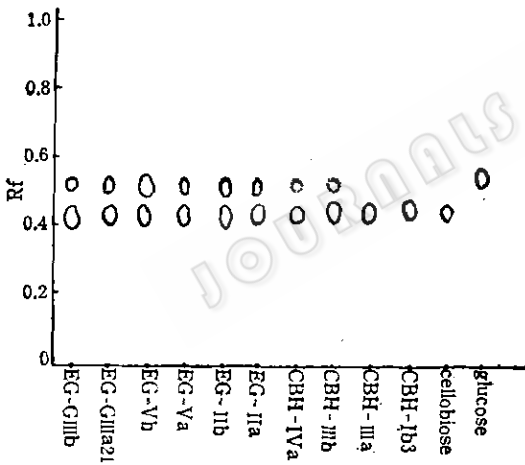


图 2 主要纤维素酶组分水解磷酸膨胀纤维素的产物薄层色谱图

Fig. 2 Thin layer chromatogram of the hydrolysis products from phosphate-swollen cellulose by the cellulase components

(三) 纤维素酶组分的结构成分分析及其相互关系

JU 1 纤维素酶按酶学性质分只有三类组分, 但分离到的却是很多种组分和亚组分。为了搞清它们之间的相互关系, 我

们系统分析了 17 种纤维素酶组分和亚组分的氨基酸组成和酶蛋白含糖量(表 6)。所有上述酶组分都是糖蛋白, 但含糖量各不相同。

按照 Cornish-Bowden 的通过蛋白质氨基酸组成来分析蛋白质结构相关性的方法^[10], 我们将得到的大量氨基酸组成数据, 和部分文献报道的其它来源的八种纤维素酶组分(五种 CBH 和三种 EG)^[11-13]的数据输入 Apple II 型微电脑, 计算各组分间 $S\Delta Q$ 值, 并根据此值和该方法中列出的临界值表, 推论出各酶组分之间蛋白质结构的相关程度(表 7—8)。

由表 7 可见, 两组亚组分 (Ib 1 和 Ib 3; Vb 2、Vb 3 和 Vb 6) 内各亚组分间的 $S\Delta Q$ 值非常低(即氨基酸组成相同)。加上各亚组分的分子量和酶学性质又都相同, 可以认为它们基本上是同一种蛋白质。亚组分间电泳性质的微小差别可能是由糖蛋白本身糖组分修饰的差异造成的。

根据各组分间的 $S\Delta Q$ 值, JU1 纤维素酶系中分子量在五万左右的十三种酶组

表 4 主要纤维素酶组分的动力学常数

Table 4 Kinetic constants of the cellulase components

	羧甲基纤维素酶 Activity to CMC		磷酸膨胀纤维素酶 Activity to swollen cellulose	
	Km (%)	Vm (μmol/mg. min)	Km (%)	Vm (μmol/mg. min)
EG-IIa	1.05	250	1.03	50
IIb	0.73	141	0.91	69
Va	2.38	500	0.37	51
Vb	1.92	385	0.64	74
GIIIa 21	1.75	444	0.75	55
GIIIb	1.45	303	0.55	41
CBH-Ib3	—	—	0.67	2.1
IIIa	—	—	0.71	1.5
IIIb	—	—	0.15	1.9
IVa	—	—	0.33	1.2

表 5 β-葡萄糖苷酶的主要动力学常数

Table 5 Kinetic constants of the β-glucosidase

底物或抑制剂 Substrate or inhibitor	Km (mmol/L)	Vm (mol/mg. min)	Ki (mmol/L)
纤维二糖 Cellobiose	0.45	40	—
水杨苷 Salicin	0.26	54	—
对硝基苯 β-葡萄糖苷 p-nitrophenyl-β-glucoside	0.22	74	—
葡萄糖 Glucose	—	—	2.56
δ-葡萄糖酸内酯 δ-gluconolactone	—	—	0.04

分或亚组分可以分成三组或四组。其中外切型酶和内切型酶可以各分为两组。每组内的氨基酸组成相似。值得注意的是，外切酶的一组（IIIa、IIIb 和 IVa）和内切酶的一组（Va 和 Vb）之间也有一定程度的相关性，可以合称为混合组。其酶蛋白量占总纤维素酶蛋白的 80%，是最重要的一组酶组分。它们同木霉的四种纤维二糖水解酶、乳白耙菌的一种纤维二糖水解酶和一种内切 β-葡聚糖酶的氨基酸组成也有程度不等的相似性。另外，斜卧青霉的低分子量内切酶同乳白耙菌和亚麻镰孢的两种内切酶之间也有这种相似性。看来在不同来源的纤维素酶组分之间可能存在着某种共同的起源，是否为同源基因演变的产

物有待进一步探讨。

总之，根据我们的研究结果及文献报道的资料^[11,14,15]推测，斜卧青霉 JU 1 菌株复杂的纤维素酶系可能仅由几个结构基因编码，其产物在合成和分泌过程中分别受到不同的转译后修饰，如多肽链转化为糖蛋白过程中，结合的糖量、糖组分组成及结合位点的差异，蛋白质部分有限水解等因素，影响了糖蛋白的表面电荷和立体构象，但仍保持了酶活性，从而表现为多个组分和亚组分。

在 JU 1 菌株的培养过程中，主要产酶期的可溶性蛋白质等电聚焦电泳图谱随时间的变化而变化（图版 I-3），为转译后修饰假说提供了一定的佐证。

表 6 JUI 纤维素酶各组分的部分氨基酸组成和酶蛋白含糖量

Table 6 Amino acid composition and carbohydrate content of the cellulase components

	Ia	Ib1	Ib3	Ic1	IIla	IIb	IVa	β G	IIa	IIb	Va	Vb2	Vb3	Vb6	GIlla 2	GIlla 2.3	GIIb
赖氨酸 Lys	5.0	4.6	4.7	4.8	4.8	4.5	4.3	4.8	4.4	4.5	4.9	4.4	4.6	4.5	3.9	4.1	4.6
组氨酸 His	0.6	1.0	0.8	1.5	1.4	1.6	1.2	2.2	1.8	2.1	1.6	1.6	1.4	1.3	1.7	2.1	0.7
精氨酸 Arg	2.1	2.1	2.2	2.2	2.1	2.0	2.4	5.2	2.2	2.0	2.1	2.0	1.9	1.7	2.7	3.1	0.9
门冬氨酸 Asp	12.9	12.7	13.4	12.8	15.2	14.1	15.9	14.7	11.7	11.7	15.4	12.9	12.7	13.0	13.2	15.8	14.3
苏氨酸 Thr	12.9	9.6	9.6	10.5	13.3	13.4	10.3	6.7	14.6	14.6	14.0	13.1	13.1	13.5	9.0	8.1	6.2
丝氨酸 Ser	5.5	7.7	7.2	8.9	9.6	9.3	9.5	5.1	6.8	6.9	8.1	10.2	10.6	10.3	7.4	7.8	14.8
谷氨酸 Glu	6.8	6.4	6.2	7.5	6.5	6.5	7.3	9.8	8.1	8.5	7.5	7.8	7.5	7.6	10.1	8.5	7.6
脯氨酸 Pro	7.6	6.8	7.3	7.3	4.4	4.5	4.7	6.0	4.7	4.4	5.8	5.2	4.9	4.9	4.4	2.3	3.0
甘氨酸 Gly	7.5	10.1	9.4	12.0	13.2	13.9	13.2	7.9	8.5	8.5	9.8	13.6	14.1	13.8	8.8	12.2	11.5
丙氨酸 Ala	16.2	15.0	15.0	15.9	9.2	9.3	8.8	9.3	12.1	11.7	9.5	8.4	8.8	8.7	11.5	8.1	8.3
缬氨酸 Val	5.1	5.4	5.2	5.9	5.7	5.5	5.8	8.6	5.7	5.5	5.5	5.7	5.3	5.2	5.6	8.9	7.2
异亮氨酸 Ile	3.7	3.8	3.8	4.2	2.8	2.7	3.1	4.1	4.9	4.5	3.7	3.5	3.5	3.5	5.3	3.3	4.9
亮氨酸 Leu	6.8	7.0	7.4	7.4	4.8	4.8	5.5	8.0	5.0	5.0	6.2	5.7	5.7	5.7	5.6	7.4	4.9
酪氨酸 Tyr	4.4	4.6	4.6	5.4	3.2	4.0	3.6	3.4	4.9	5.5	3.8	3.7	3.9	4.1	5.5	2.6	5.9
苯丙氨酸 Phe	2.8	3.1	3.2	3.2	3.8	3.9	4.3	4.2	4.6	4.2	2.2	2.0	2.0	2.2	5.3	5.5	5.2
含糖量 (wt %)	64.9	17.2	14.7	18.8	7.2	5.8	3.5	21.6	24.3	14.8	17.7	16.5	11.1	12.3	11.8	17.4	0.7
Carbohydrate content																	

表中的氨基酸组成数据为氨基酸残基的相对百分比。

The data of amino acid composition are in percents, in which the contents of tryptophan, cysteine and methionine were not taken in the calculation.

表 8 不同来源的低分子量内切 β -葡聚糖酶组分间的 SAQ 值和氨基酸组成相关性
Table 8 SAQ values and possible relatedness between low molecular weight endo- β -glucanases produced by various organisms

	斜卧青霉 <i>P. decumbens</i>			乳白耙菌 <i>I. lacteus</i>	亚麻镰孢 <i>Fusarium line</i>
	GIlla 21	GIlla 23	GIllb	F-1	Cx
GIlla 21	64.8 97.7	—	—	±	—
GIlla 23		—	—	±	±
GIllb		86.4	—	—	—
F-1	29.4	44.4	70.7	57.1	—
Cx	94.9	40.5	77.0		—

参 考 文 献

- [1] Lutzen, N. W.: *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, **300**: 283, 1982.
- [2] 曲音波等: 真菌学报, **3**(4): 238, 1984.
- [3] 陈惠忠等: 食品与发酵工业, **4**: 18, 1985.
- [4] Wood, T. M.: *Biochem J.*, **121**: 353, 1971.
- [5] 陶慰孙等: 蛋白质分子基础, 人民教育出版社, 北京, 第 43 页, 1981 年.
- [6] 莽克强等: 聚丙烯酰胺凝胶电泳, 科学出版社, 北京, 第 33 页, 1975 年.
- [7] Gao, P. j.: *Microbiol. J.*, **1**(1): 4, 1985.
- [8] Nakamura, K. et al.: *J. Ferment. Technol.*, **61**: 379, 1983.
- [9] Dubois, M. et al.: *Anal. Chem.*, **28**: 350, 1956.
- [10] Cornish-Bowden, A.: *Methods in Enzymology*, **91**: 60, 1983.
- [11] Gum, E. K. and R. D. Brown: *Biochim. Biophys. Acta*, **492**: 225, 1977.
- [12] Kanda, T. et al.: *Adv. Chem. Series*, **181**: 211, 1979.
- [13] Vaidya, M. et al.: *Biotechnol. Bioeng.*, **26**: 41, 1984.
- [14] Nakayama, M. et al.: *J. Biochem.*, **79**: 955, 1976.
- [15] Langsford, M. L. et al.: *J. Gen. Microbiol.*, **130**: 1367, 1984.

STUDIES ON CELLULASE SYSTEM FROM *PENICILLIUM DECUMBENS*

Qu Yinbo Gao Peiji Wang Zunong

(Institute of Microbiology, Shandong University, Jinan)

The components of *Penicillium decumbens* cellulase system, a β -1,4-glucosidase, six cellobiohydrolases and eight endo- β -glucanases, were purified by gel filtration, ion exchange and hydrophobic interaction chromatography. Most of them showed homogeneity in the gel electrophoresis with or without SDS. Six of the components showing a wide band on the electrophoresis were further fractionated respectively into two to six sub-components by CM Bio-gel A ion exchange chromatography. The compositions and properties of the components and sub-compone-

nts were determined. The cellulase components from various microorganisms were related by the statistical analysis of the amino acid compositions with a computer. A post-translation modification hypothesis was proposed to explain the origin of the multiplicity and microheterogeneity of cellulase system.

Key words

Penicillium decumbens; Cellulase system; β -glucosidase; Cellobiohydrolase; Endo- β -glucanase

图 版 说 明

Explanation of plate

1. JU 1 纤维素酶部分酶组分和亚组分的聚丙烯酰胺凝胶电泳图谱

PAG disc electrophoresis of some components of JU1 cellulase

从左到右 From left to right: Ia, Ib 1, Ib 3, Ic 2, IIIa, IIb, IVa, GIIIb, GIIIa21, GIIIa23, β G.

2. Vb 组分及其亚组分的聚丙烯酰胺凝胶电泳图谱 PAG disc electrophoresis of Vb component and its subcomponents.

从左到右 From left to right: Vb, Vb 1, Vb 2, Vb 3, Vb 4, Vb 5, Vb 6.

3. 在培养过程中 JU 1 菌株可溶性蛋白质等电聚焦图谱的比较

Isoelectrofocusing patterns of JU1's soluble proteins during culture course.