

文章编号:2095-6002(2013)06-0051-07

引用格式:蔡茜茜,李巧玲,刘舒云,等.植物凝集素研究与展望.食品科学技术学报,2013,31(6):51-57.

CAI Xi-xi, LI Qiao-ling, LIU Shu-yun, et al. Research Progress in Plant Lectins. Journal of Food Science and Technology, 2013,31(6):51-57.

植物凝集素研究与展望

蔡茜茜, 李巧玲, 刘舒云, 汪少芸*

(福州大学 生物科学与工程学院, 福建 福州 350002)

摘要:植物凝集素是一类分布广泛的非免疫来源的糖结合蛋白,由于其具有的显著的生物活性而得到广泛的研究应用.将近年来植物凝集素的研究进展,包括植物凝集素的分类、糖结合特性、生物学活性及应用进展进行了介绍.

关键词:植物凝集素;分类;糖结合特异性;植物防御;抗肿瘤

中图分类号:TS201.2

文献标志码:A

凝集素是一类广泛分布于动物、植物和微生物中的非免疫来源的糖结合蛋白,其结构中至少含有一个非催化结构域能可逆地结合特异性糖类或糖蛋白、糖脂表面糖基,而不改变糖类的结构^[1].1888年,Stillmark发现蓖麻籽的蛋白提取物能够凝集人和其他动物红细胞,由于这种植物凝集素具有极强的细胞毒性,将其命名为蓖麻毒素(Ricin)^[2].随后,各种植物凝集素不断被分离纯化.然而一段时间内,对凝集素的描述仅限于其能够凝集血红细胞,血球凝集素(hemagglutinins)也因此得名.1916年,首次从直生刀豆(*Canavalia ensiformis*)中分离出能特异性结合甘露糖/葡萄糖的凝集素——伴刀豆球蛋白(concanavalin A, Con A)^[3].1919年,Sumner得到了Con A晶体,并随后发现,Con A能结合和沉淀糖原和淀粉等多糖^[4].1975年,Becker等研究了刀豆凝集素的三级结构,揭开了研究植物凝集素分子结构和功能的序幕^[2].目前已经发现近千种植物凝集素,广泛分布于植物界中.近年来,随着对凝集素研究的展开,凝集素越来越受到人们的重视,在农业和医学上呈现出巨大的应用前景.

1 植物凝集素的分类

植物凝集素是一个庞大的异种蛋白群体,除上述本质特征外,不同凝集素在理化性质、分子结构、糖结合特异性及生物活性方面存在显著差异.根据不同的特性可对凝集素进行分类,如根据亚基的结构特征,可将其分为全凝集素(hololectin)、部分凝集素(merolectin)、嵌合凝集素(chemerolectin)和超凝集素(superlectin);根据糖结合特异性,可分为N-乙酰氨基半乳糖凝集素、D-甘露糖/D-葡萄糖凝集素、N-乙酰氨基葡萄糖凝集素、D-半乳糖凝集素、L-岩藻糖凝集素及唾液酸凝集素^[5].而近年来,在凝集素的结构解析和分子克隆方面取得的巨大进展,使得各种凝集素的基因序列得以准确测定,通过对近100种凝集素的基因序列进行分析概括,按其分子结构及进化关系将其分为以下7个不同家族.

1.1 豆科凝集素

豆科凝集素(legume lectins)特指一类在豆科植物中发现的植物凝集素(并不是所有来自豆科植物

收稿日期:2013-04-04

基金项目:福建省高校新世纪优秀人才支持计划资助项目(JA10012).

作者简介:蔡茜茜,女,硕士研究生,研究方向为生物化学与分子生物学;

*汪少芸,女,教授,博士,主要从事食品生物化学方面的研究.通讯作者.

的凝集素都是豆科凝集素),已发现存在于 70 多种植物中,是目前研究得最清楚的凝集素家族^[5]。大多数豆科凝集素存在于植物的成熟种子中,但在叶、茎和根等组织器官中也有发现^[6-7],并且,一些豆科植物还具有多种凝集素^[8]。

豆科凝集素均由 2~4 个亚基组成,大多数亚基为 250 个氨基酸残基构成的分子量约为 30 kDa 的单链蛋白,部分亚基会在特定位点断裂成 2 个多肽链,据此,又可将豆科凝集素分为单链豆科凝集素和双链豆科凝集素^[1]。豆科凝集素是唯一一类具有特定二价金属结合位点的凝集素,每个亚基都结合有一个 Mn^{2+} 和一个 Ca^{2+} ,它们对凝集素的糖结合活性发挥至关重要的作用,金属离子并不直接与糖类相互作用,而是协助稳定糖结合结构域。并且,在所有豆科凝集素的亚基中,结合金属离子的结构域的缬氨酸和天冬氨酸的量是十分保守的^[9]。

1.2 几丁质结合凝集素

几丁质结合凝集素(chitin-binding lectins)含有至少一个橡胶素(hevein)结构域。橡胶素是从巴西橡胶树(*Hevea brasiliensis*)乳管细胞的黄色体(lutoid)中发现的分子量约为 4.7 kDa 的小分子酸性凝集素^[10]。橡胶素结构域与橡胶素约有 40 个氨基酸残基相似,该结构域富含 Gly 和 Cys, N 端有 2 个 β -pleated sheet 和 1 个 α -helix 结构以及 4 个二硫键^[11]。

目前,已在荨麻科、禾本科、罂粟科、商陆科和茄科中发现几丁质结合凝集素^[5]。根据含有的 hevein 结构域的个数,几丁质结合凝集素又可分为只含有一个 hevein 结构域的部分凝集素及常见的含有多个 hevein 结构域的全凝集素,它们具有高度的序列同源性。

1.3 单子叶植物甘露糖结合凝集素

单子叶植物甘露糖结合凝集素(monocot mannose-binding lectins)是一个严格甘露糖结合特异性的凝集素超家族,目前已在葱科、石蒜科、天南星科、凤梨科、百合科和兰科这六个单子叶植物家族中发现^[5]。构成此家族凝集素的亚基有相似的序列和三级结构,而凝集素本身的整体结构由于亚基的大小差距甚大。根据亚基大小,这一家族的凝集素可分成 2 个亚族:由含有一个结构域的分子量为 11~14 kDa 的亚基组成的凝集素以及由具有 2 个结构域的

分子量约为 30 kDa 的亚基组成的凝集素。第二个亚族又可根据亚基 2 个结构域的相似程度继续细分为具有 2 个相同或高度相似结构域和 2 个不同结构域的凝集素^[1]。

1.4 2 型核糖体失活蛋白及相关凝集素

2 型核糖体失活蛋白存在于樟科、忍冬科、西番莲科、大戟科、百合科、寄生科和毛食科植物中,是一个典型的嵌合体凝集素家族^[12]。2 型核糖体失活蛋白及相关凝集素的英文名称为 type 2 RIP and related lectins。RIP 分为 2 个类型:1 型由一个具有多核苷酸(腺苷酸)糖苷酶活性的 30 kDa 的多肽链组成,能够催化失活真核细胞核糖体;2 型由 2 条多肽链组成,A 链与 1 型的多肽链具有高度相似的序列,B 链具有 1 个或多个糖结合位点,因此具有凝集素活性,由此,2 型 RIP 可认为是由 1 型 RIP 亚基和凝集素亚基串联而成的^[13]。此外,已有分离得到与 2 型 RIP 的糖结合结构域一致的全凝集素^[14]。这些凝集素在分子水平上极为相似,因此将其归类为“2 型核糖体失活蛋白及相关凝集素”。

1.5 木菠萝相关凝集素

木菠萝素(jacalin)是从木菠萝(*Artocarpus integrifolia*)种子中分离得到的一种凝集素,具有半乳糖结合特异性。木菠萝相关凝集素的英文名称为 jacalin-related lectins。木菠萝相关凝集素家族是与木菠萝素的结构和进化关系相近的一系列凝集素的统称。这一家族的凝集素分为 2 个亚群:与木菠萝素相似的具有 GalNAc 特异性的桑科种子凝集素^[15]以及序列与桑科种子凝集素相似但糖结合特性相异的旋花科和菊科等凝集素,这一类凝集素具有甘露糖/麦芽糖结合特异性^[16-17]。

1.6 葫芦科韧皮部凝集素

葫芦科韧皮部凝集素(cucurbitaceae phloem lectins)发现于葫芦科植物的韧皮部,是由 2 个分子量约为 25 kDa 的非糖基化亚基组成的二聚体几丁质结合凝集素,可识别 GlcNAc 寡聚糖,并且寡聚糖对凝集素活力的抑制程度随糖链延长而增强^[1]。目前还未有此家族凝集素的完整序列被准确测定。

1.7 苋科凝集素

苋科凝集素(amaranthin lectin family)家族较小,只存在于一些苋科植物中,目前发现不超过 10 种,均具有 GalNAc 结合特异性,并且在氨基酸序列

及三维结构上与其他植物凝集素都存在差异。苋科凝集素都是由2个同源的亚基以头-尾方式排列形成的二聚体^[5]。

2 植物凝集素糖结合特异性

植物凝集素区别于所有其他植物蛋白的标志是具有特异性糖结合活性,其结构中至少含有一个非催化结构域以确保其能选择性识别并与可逆结合特定的游离单糖或糖蛋白、糖脂中的糖基^[1]。

在生物体中,一般起信号传递或转换的蛋白质均为糖蛋白,凝集素作为一类糖结合蛋白,可特异识别并结合糖链末端的糖基团,进一步引发下游一系列的生化信号级联反应^[18]。凝集素的多种生物学功能都与其特异性的糖结合能力有关。研究表明,凝集素的糖结合能力在凝集素进入靶位,与受体结合进而产生相关生物学效应的整个过程中起到至关重要的作用。而凝集素与糖的结合是由凝集素分子中糖结合结构域决定的,与凝集素分子中共价结合的糖类无关^[5]。糖结合结构域的形状、大小、配体糖的构象及糖决定簇在糖链中的位置等都影响着凝集素与糖分子的结合。由于糖结合结构域的保守性,植物凝集素一般只能结合一种单糖或寡聚糖,对配体糖分子中各个碳原子上的羟基、结合糖链上糖分子的位置以及糖苷链的类型都有专一性^[2]。凝集素糖专一性可通过糖抑制实验进行探查^[19]。

3 植物凝集素的功能特性

3.1 植物防御作用

植物凝集素在植物生长发育的各个阶段,以不同的方式保护植物免受病虫害。除葡聚糖酶、几丁质酶、糖苷酶等几种酶外,凝集素是目前所知的唯一一类可识别并结合昆虫肠胃及真菌、细菌等微生物表面糖基的糖结合植物蛋白^[20],通过识别并结合入侵者特定的糖结构域,从而干扰其对植物可能产生的影响,以此抵御昆虫及细菌、真菌、病毒等病原体对植物体的侵害。

3.1.1 对昆虫的作用

植物凝集素对鞘翅目、双翅目、鳞翅目和同翅目昆虫具有毒害作用。植食性昆虫消化道表皮膜分布着大量的糖蛋白,其上有凝集素结合位点,当凝集素

随食物进入昆虫消化道后,就可与相应的糖蛋白受体结合,进而使消化道表皮膜的通透性降低,阻碍昆虫的生长发育,甚至将其杀死^[21]。

菜豆凝集素是第一个发现的有抗虫性的植物凝集素^[22],近年来研究发现,多种豆科凝集素对昆虫表现出抑制活性,蝴蝶羊蹄甲凝集素和刀豆凝集素分别对四纹豆象(*Callosobruchus maculatus*)幼虫和番茄叶蛾(*Lacanobia oleracea*)幼虫表现出毒害作用^[23-24],从10个不同品种的木豆中提纯的凝集素对同翅目中的桃蚜(*Myzus persicae*)均表现出不同程度的抑制作用^[25]。除豆科凝集素外,天南星凝集素对瓜果蝇(*Bactrocera cucurbitae*)表现出抗性作用^[26],麦胚凝集素(WGA)能显著抑制绿豆象(*Callosobruchus chinensis*)幼虫的发育^[27],雪莲花凝集素(GNA)对刺吸式口器害虫如褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)、桃蚜(*Myzus persicae*)、二点黑尾叶蝉(*Nephotettix virescens*)等同翅目害虫及线虫有抑制作用,同时对鳞翅目、鞘翅目等其他害虫也有中等毒性^[28]。

3.1.2 对真菌的作用

凝集素可与某些真菌表面的半乳糖、甘露糖及葡聚糖等多糖或不同的异源多糖结合,干扰真菌细胞壁的合成,抑制真菌的生长^[21]。从大白芸豆中分离得到的凝集素WKBL对瓜果腐霉病菌(*Pythium aphanidermatum*)、苹果轮纹病菌(*Physalospora piricola*)、甜瓜枯萎病菌(*Fusarium oxysporum f. sp. Nelonis*)和葡萄灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)呈现出一定的生长抑制作用^[29]。不同饱和度硫酸铵沉降得到的骆驼蓬种子凝集素粗品对交链孢菌(*Alternaria alternata*)、指状青霉(*Penicillium digitatum*)、灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)、稻瘟病菌(*Magnaporthe grisea*)、意大利青霉菌(*Penicillium italicum*)均表现出不同程度的抑制作用^[20]。

3.1.3 对植物病原细菌的作用

凝集素不能透过细菌细胞壁,因此不能通过与细胞膜上的糖基结合进而改变细胞膜结构或渗透细胞膜扰乱细菌的正常增殖进程,而是通过与细胞壁糖类或细胞外聚糖相互作用而起到抑菌作用^[30]。Ayoub等研究表明,几种豆科凝集素,特别是葡萄糖/甘露糖特异性凝集素可与细菌细胞壁肽聚体(胞壁酸、N-乙酰胞壁酸等)发生强烈的相互作用^[31],这也就解释了凝集素可与部分细菌发

生作用的原因. 马铃薯凝集素、刺苹果种子凝集素和狗脊蕨凝集素都发现对某些植物病原细菌有抑制作用^[31].

3.1.4 对植物病毒的作用

植物病毒不含聚糖,没有凝集素作用位点,因此植物凝集素不会对其产生抑制作用. 但 2 型 RIP 失活蛋白会抑制病毒的侵染、复制或传播,其作用机理还未知. 一些植物凝集素可能具有间接的抗病毒作用,如抗昆虫凝集素可能可以阻止或减少昆虫对病毒病害的传播^[32].

3.2 抗肿瘤活性

在凝集素 12 个不同家族中,Ricin-B 家族、豆科家族以及 GNA 家族在包括癌症在内的许多病理过程中具有显著作用,其对肿瘤的杀伤机理更多的指向诱导细胞程序性死亡(PCD),包括细胞凋亡(apoptosis)和细胞自噬(autophagy).

以 Ricin-B 家族凝集素的典型代表槲寄生凝集素 MLs 为例. MLs 具有显著的抗细胞增殖能力,它是异源二聚体糖结合蛋白,其结构中含有 2 条链,A 链包括单个独立的保守区域,B 链具有 2 个结构相似的结构域. MLs 通过与细胞表面相应的糖链或受体相互作用而发挥其对肿瘤细胞的选择性细胞毒性,在这一过程中,B 链的糖结合特异性是至关重要的,而 A 链进入细胞后,则与核糖体亚基中的 28S rRNA 结合,催化失活核糖体,阻断核糖体与延伸因子的反应,导致蛋白质合成停止及细胞死亡^[33]. 研究表明,MLs 可通过外源的细胞凋亡途径激活 caspase-8 诱导白血病细胞株发生凋亡;能破坏线粒体膜电势(MMP)并激活 caspase-3 诱导细胞凋亡,其作用过程不依赖于 p53,而与凋亡相关因子 Apaf-1 有关^[34];也能改变 Hep3B 细胞中 MMP 导致线粒体中细胞色素 c 的释放及活性氧离子(ROS)水平的提高,从而使细胞发生凋亡^[35].

除 MLs 外,豆科家族的 ConA、PHA-E^[36]、AMML^[37]、AML^[19]、SFL^[38]等和 GNA 家族的囊丝黄精凝集素 PCL、大蒜凝集素^[39]、POL^[40]等也可通过诱导细胞凋亡而对癌细胞起到增殖抑制作用. 其中,Con A 和 PCL 还能诱导细胞发生自噬. Con A 和细胞外糖蛋白的甘露糖残基结合后,由网格蛋白介导的内吞作用进入细胞,随后进入线粒体,起始细胞自噬^[41]. PCL 能通过线粒体介导的 ROS-p38-p53 通

路引起 A375 细胞发生自噬^[42],也可通过阻断 Ras-Raf 及 PI3K-Akt 通路同时诱导 L929 细胞发生凋亡和自噬^[43].

植物凝集素通过不同的通路引起癌细胞发生细胞凋亡和细胞自噬,其作用途径形成复杂的网络通路,由于细胞中信号调节的复杂性,在对凝集素作用机理的探究上还是不完全的. 但目前已得到的研究结果同样在对肿瘤治疗方法的研究开发、药物作用位点的确定等方面具有重要作用.

3.3 固氮作用

豆科植物与根瘤菌的共生固氮系统是目前研究最多的生物固氮系统. 根瘤菌浸染豆科植物的根后使其形成根瘤,从而固定空气中的氮气并转化为植物自身养分. 而在这一特有的共生关系中,凝集素对根瘤菌起识别作用^[44]. 1973 年,Hamblin 通过实验发现,菜豆根瘤菌可以与菜豆凝集素发生凝集作用,于是推测根瘤菌与菜豆凝集素结合后到达菜豆的根,并在适当的位点感染植物,形成根瘤^[45]. 这是首次对根瘤菌和凝集素的相互作用进行的报道. 之后,科学家们不断对凝集素与根瘤菌的作用机理进行探究. 研究表明,定位于豆科植物根表面的植物凝集素与根瘤菌表面的特异性多糖如脂多糖(LPS)、荚膜多糖(EPS/CPS)等发生特异性相互作用,凝集素通过自身的糖结合结构域及疏水性囊与根瘤菌的 Nod 因子的寡聚几丁质部分和脂肪酸链产生相互作用,从而调节根瘤的形成^[46].

3.4 储存作用

植物凝集素多数是从植物的营养贮藏组织(如种子等)中提取得到的,在营养组织总蛋白中占据较大比例^[47]. 植物凝集素在种子的成熟、萌发等过程中充当着典型的储存蛋白角色,并对其他储存物质进行包装、运输等^[11]. 只要植物体不受到任何威胁,凝集素就只作为储存蛋白,不发挥任何生理功效. 槐树凝集素(sophora japonica lectin,SJL)就是一种典型的储存蛋白,其含量占树皮中可溶性蛋白的 30%,并会随着槐树发育期的改变而变化,在生长旺盛的槐树中 SJL 的含量降低^[48].

4 植物凝集素应用与展望

4.1 植物凝集素在植物基因工程中的应用

近年来研究表明,植物凝集素对多种害虫、真

菌、植物病原细菌和病毒等具有很好的生长抑制作用,并且具有稳定性好、对环境无污染等优点。因此,探索利用植物外源凝集素基因来防治植物病虫害是当前科研工作者的研究热点。目前,雪莲花凝集素、麦胚凝集素、豌豆凝集素、苜蓿凝集素、半夏凝集素、2型核糖体失活蛋白等的基因已成功应用于植物抗病虫害基因工程^[49],其中,雪莲花凝集素和豌豆凝集素对害虫具有极强的抑制作用而对人的毒性很低,这种高度的选择作用性使其在基因工程中倍受重视^[27]。至此,已将凝集素基因转入水稻、油菜、马铃薯、烟草、小麦、番茄等植物中,成功构建出对桃蚜、水稻褐飞虱、菜园夜蛾和麦长管蚜等害虫有抗性作用的转基因植物^[50]。此外,在固氮方面,人们试图依据豆科植物凝集素对根瘤菌的识别作用,在其他植物中导入豆科植物的凝集素基因使其稳定表达,再接种豆科植物的根瘤菌,使其他植物也被根瘤菌浸染,从而也具有固氮能力^[51]。目前,已经实现的是豆科植物之间凝集素的克隆表达,如将豌豆凝集素基因转入三叶草中,成功突破了豌豆根瘤菌的宿主专一性^[51]。然而,将豆科植物凝集素转入其他科属植物使其具有固氮能力还处于研究阶段,国内已经豆科植物凝集素基因转入水稻和烟草中,如能获得具有稳定固氮能力的转基因植株,将对粮食增产和保护环境等具有重大的理论和实践意义^[27]。

4.2 植物凝集素在癌症治疗中的应用

凝集素在癌症的治疗中有三方面的用途:1)诱导癌细胞凋亡和自噬,可直接作为癌症治疗药物使用;2)增强抗癌药物的治疗作用效果;3)作为抗癌药物的载体,用于开发肿瘤靶向药物^[52-53]。部分植物凝集素显示出的高度糖结合特异性、高细胞毒性等是许多抗癌药物无法比拟的。在临床工作上,槲寄生凝集素和伴刀豆球蛋白由于其具有的强抗癌作用和免疫功效已作为化疗佐剂和免疫佐剂应用多年^[54]。随着在肿瘤细胞中越来越多的凝集素结合位点被发现,蓖麻毒素等具有极强细胞杀伤活性的凝集素也有通过化学偶联剂与单克隆抗体构建免疫毒素应用于肿瘤治疗。此外,凝集素所具有的高度糖特异性使其能发挥高效的靶向效应,起到类似于单克隆抗体的导航作用,通过与抗癌药物交联形成免疫毒素,将药物定向送至肿瘤组织,发挥抗癌功效^[55]。然而,部分凝集素具有天然毒性并可能引

起的耐药性,使得在对凝集素的直接应用上还存在一定问题。因此,对凝集素进行修饰以去除正常细胞毒性并具有高效抗肿瘤能力是今后的一个研究方向。

参考文献:

- [1] Van Damme E M, Peumans W J, Barre A, et al. Plant lectins; a composite of several distinct families of structurally and evolutionary related proteins with diverse biological roles[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 1998, 17(6): 575-692.
- [2] 孙册,朱政,莫汉庆.凝集素[M].北京:科学出版社,1986.
- [3] Jones D B, Johns C O. Some proteins from the jack bean, *Canavalia ensiformis* [J]. Journal of Biological Chemistry, 1916, 28(1): 67-75.
- [4] Sumner J B, Howell S F. Identification of hemagglutinin of jack bean with concanavalin A[J]. Journal of Bacteriology, 1936, 32(2): 227-237.
- [5] 舒晓燕,阮期平,侯大斌.植物凝集素的研究进展[J].现代中药研究与实践,2006,20(6):53-56.
- [6] Yan Q, Jiang Z, Yang S, et al. A novel homodimeric lectin from *Astragalus mongholicus* with antifungal activity [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2005, 442(1): 72-81.
- [7] Yan Q J, Zhu L F, Kumar N, et al. Characterisation of a novel monomeric lectin(AML) from *Astragalus membranaceus* with anti-proliferative activity[J]. Food Chemistry, 2010, 122(3): 589-595.
- [8] Herman E M, Hankins C N, Shannon L M. Bark and leaf lectins of *sophora japonica* are sequestered in Protein-Storage vacuoles [J]. Plant Physiology, 1988, 86(4): 1027-1031.
- [9] Varki A, Cummings R, Esko J, et al. Essentials of glycobiology[M]. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1999.
- [10] Parijs J V, Broekaert W F, Goldstein I J, et al. Hevein; an antifungal protein from rubber-tree (*Hevea brasiliensis*) latex [J]. Planta, 1991, 183(2): 258-264.
- [11] 董朝蓬,杜林方,段真.植物凝集素研究进展[J].天然产物研究与开发,2003,15(1):71-76.
- [12] 杨雁卓.半夏凝集素的表达、纯化及抗菌性质研究[D].甘肃:兰州大学,2009.
- [13] Hao Q, Van Damme E J, Hause B, et al. Iris bulbs

- Express type 1 and type 2 ribosome-inactivating proteins with unusual properties [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125(2): 866–876.
- [14] Van Damme E M, Roy S, Barre A, et al. The major elderberry (*Sambucus nigra*) fruit protein is a lectin derived from a truncated type 2 ribosome-inactivating protein [J]. *Plant Journal*, 1997, 12(6): 1251–1260.
- [15] Young N M, Johnston R A, Watson D C. The amino acid sequences of jacalin and the *Maclura pomifera* agglutinin [J]. *FEBS Letters*, 1991, 282(2): 382–384.
- [16] Van Damme E M, Barre A, Verhaert P, et al. Molecular cloning of the mitogenic mannose/maltose-specific rhizome lectin from *Calystegia sepium* [J]. *FEBS Letters*, 1996, 397(2–3): 352–356.
- [17] Bourne Y, Zamboni V, Barre A, et al. *Helianthus tuberosus* lectin reveals a widespread scaffold for mannose-binding lectins [J]. *Structure*, 1999, 7(12): 1473–1482.
- [18] 鲍锦库. 植物凝集素的功能 [J]. *生命科学*, 2011, 23(6): 533–540.
- [19] Huang L H, Yan Q J, Kopparapu N K, et al. *Astragalus membranaceus* lectin (AML) induces caspase-dependent apoptosis in human leukemia cells [J]. *Cell Proliferation*, 2012, 45(1): 15–21.
- [20] 唐海淑, 宁雪飞, 陈亮亮, 等. 骆驼蓬种子凝集素粗品活性的初步研究 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30(4): 813–820.
- [21] 赵寅生. 凝集素生物学功能及应用 [J]. *安徽农业大学学报*, 2001, 28(4): 445–447.
- [22] 高燕会, 李润植, 毛雪, 等. 植物凝集素的防卫功能及其研究进展 [J]. *世界农业*, 2000, 2(2): 33–35.
- [23] Macedo M R, Freire M M, Silva M D, et al. Insecticidal action of *Bauhinia monandra* leaf lectin (BmoLL) against *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae), *Zabrotes subfasciatus* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part a*, 2007, 146(4): 486–498.
- [24] Fitches E, Gatehouse J A. A comparison of the short and long term effects of insecticidal lectins on the activities of soluble and brush border enzymes of tomato moth larvae (*Lacanobia oleracea*) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44(12): 1213–1224.
- [25] 罗瑞鸿, 李杨瑞. 木豆凝集素对蚜虫的抗性研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2005, 23(5): 497–502.
- [26] Kaur M, Singh K, Rup P J, et al. Anti-insect potential of lectins from *Arisaema* species towards *Bactrocera cucurbitae* [J]. *Academy of Environmental Biology India*, 2009, 30(6): 1019–1023.
- [27] 李凤玲, 徐培洲, 肖祎, 等. 植物凝集素及其在抗虫基因工程中的应用 [J]. *安徽农业科学*, 2006, 34(3): 430–432, 439.
- [28] 张忠, 叶恭银, 胡萃. 雪花莲凝集素抗虫作用研究进展 [J]. *中国生物防治*, 2003, 19(4): 197–201.
- [29] 王军, 洪永祥, 蔡茜茜, 等. 从大白芸豆种子中分离与表征一种新型凝集素 WKBL [J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2012, 28(7): 637–644.
- [30] 陈达嵩, 郑月琼. 植物凝集素在植物保护中的研究进展 [J]. *湖北植保*, 2010(6): 7–9.
- [31] Ayoub A, Chatelain C, Rougé P. Legume lectins interact with muramic acid and N-acetylmuramic acid [J]. *FEBS*, 1991, 289(1): 102–104.
- [32] Peumans W J, Van Damme E M. Lectins as plant defense proteins [J]. *Plant Physiology*, 1995, 109(2): 347–352.
- [33] Hoessli D C, Ahmad I. Mistletoe lectins: carbohydrate-specific apoptosis inducers and immunomodulators [J]. *Current Organic Chemistry*, 2008, 12: 918–925.
- [34] Hostanska K, Vuong V, Rocha S, et al. Recombinant mistletoe lectin induces p53-independent apoptosis in tumour cells and cooperates with ionising radiation [J]. *British Journal of Cancer*, 2003, 88(11): 1785–1792.
- [35] Lavastre V, Pelletier M, Saller R, et al. Mechanisms involved in spontaneous and *Viscum album* agglutinin-I-induced human neutrophil apoptosis: *Viscum album* agglutinin-I accelerates the loss of antiapoptotic Mcl-1 expression and the degradation of cytoskeletal paxillin and vimentin proteins via caspases [J]. *Journal of Immunology*, 2002, 168: 1419–1427.
- [36] Xia L, Ng T B. A hemagglutinin with mitogenic activity from dark red kidney beans [J]. *Journal of Chromatography B-analytical Technologies in the Biomedical and Life Sciences*, 2006, 844(2): 213–216.
- [37] Yan Q, Li Y, Jiang Z, et al. Antiproliferation and apoptosis of human tumor cell lines by a lectin (AMML) of *Astragalus mongholicus* [J]. *Phytomedicine: International Journal of Phytotherapy and Phytopharmacology*, 2009, 16(6–7): 586–593.
- [38] Liu Z, Liu B, Zhang Z T, et al. A mannose-binding lectin from *Sophora flavescens* induces apoptosis in HeLa cells [J]. *Phytomedicine: International Journal of Phy-*

- totherapy and Phytopharmacology, 2008, 15(10): 867 – 875.
- [39] Karasaki Y, Tsukamoto S, Mizusaki K, et al. A garlic lectin exerted an antitumor activity and induced apoptosis in human tumor cells[J]. Food Research International (Ottawa, Ont.), 2001, 34: 7 – 13.
- [40] Liu B, Zhang B, Min M W, et al. Induction of apoptosis by *Polygonatum odoratum* lectin and its molecular mechanisms in murine fibrosarcoma L929 cells[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2009, 1790(8): 840 – 844.
- [41] Chang C P, Yang M C, Liu H S, et al. Concanavalin A induces autophagy in hepatoma cells and has a therapeutic effect in a murine in situ hepatoma model[J]. Hepatology, 2007, 45(2): 286 – 296.
- [42] Liu B, Cheng Y, Zhang B, et al. *Polygonatum cyrtone-ma* lectin induces apoptosis and autophagy in human melanoma A375 cells through a mitochondria-mediated ROS-p38-p53 pathway[J]. Cancer Letters, 2009, 275(1): 54 – 60.
- [43] Liu B, Wu J M, Li J, et al. *Polygonatum cyrtone-ma* lectin induces murine fibrosarcoma L929 cell apoptosis and autophagy via blocking Ras-Raf and PI3K-Akt signaling pathways[J]. Biochimie, 2010, 92(12): 1934 – 1938.
- [44] 熊维全, 万群. 植物凝集素及其在生物固氮中的作用[J]. 热带农业科技, 2005, 28(2): 21 – 26, 29.
- [45] Hamblin J, Kent S P. Possible role of phytohaemagglutinin in *Phasedus vulgaris* L. [J]. Nature, 1973, 245: 28 – 30.
- [46] 王逸群, 荆玉祥. 豆科植物凝集素及其对根瘤菌的识别作用[J]. 植物学通报, 2000, 17(2): 127.
- [47] 殷晓丽, 李婷婷, 刘东亮, 等. 豆科凝集素研究进展[J]. 中国生物工程杂志, 2011, 31(7): 133 – 139.
- [48] McPherson A, Hankins C N, Shannon L. Preliminary X-ray diffraction analysis of crystalline lectins from the seeds and leaves of *Sophora japonica* [J]. Journal of Biological Chemistry, 1987, 262(4): 1791 – 1794.
- [49] 周晓宇, 陈杰, 杨敬, 等. 植物凝集素及其在抗虫基因工程中的应用[J]. 山地农业生物学报, 2010, 29(3): 255 – 260.
- [50] 梁峰, 常团结. 植物凝集素的研究进展[J]. 武汉大学学报: 理学版, 2002, 48(2): 232 – 238.
- [51] Diaz C L, Logman T, Stam H C, et al. Sugar-Binding activity of pea lectin expressed in white clover hairy Roots [J]. Plant Physiology, 1995, 109(4): 1167 – 1177.
- [52] 孙册. 临床医学新工具——凝集素[J]. 生命的化学, 1991, 11: 34 – 36.
- [53] 胡业华. 凝集素的生物学研究[J]. 江西教育学院学报, 2001, 22(6): 47 – 49.
- [54] 王海燕, 白晓春, 罗深秋. 植物凝集素与医学应用[J]. 生命的化学, 2003, 23(3): 224 – 226.
- [55] 朱月. 凝集素的作用与应用[J]. 水产科学, 2005, 24(12): 48 – 49.

Research Progress in Plant Lectins

CAI Xi-xi, LI Qiao-ling, LIU Shu-yun, WANG Shao-yun*

(College of Biological Science and Engineering, Fuzhou University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Plant lectins are a group of highly diverse, carbohydrate-binding proteins of non-immune origin that are ubiquitously distributed in plants. They have been widely studied due to the remarkable activities. In this review, we presented a brief outline of the research progress of plant lectins including the classification, carbohydrate-binding activity, biological activities, and applications.

Key words: plant lectins; classification; carbohydrate binding activity; plant defense; anti-cancer

(责任编辑: 李 宁)