

LEKTYNY ROŚLIN WYŻSZYCH I ICH SPECYFICZNOŚĆ WĘGLOWODANOWA

Lectins of higher plants and their carbohydrate-binding specificity

Irena LORENC- KUBIS

Summary. Lectins are sugar-binding proteins or glycoproteins of nonimmune origin which agglutinate cells and/or precipitate glycoconjugates. The sugar specificity of lectins is usually established by the hapten inhibition technique in which different carbohydrates are tested for their ability to inhibit either hemagglutination or polysaccharide or glycoprotein precipitation by lectin. The results from such studies allow to classify the lectins into a small number of groups. Lectins with a similar specificity towards monosaccharides may differ in their affinity for particular disaccharides, oligosaccharides or glycopeptides. For some lectins no efficient monosaccharide inhibitors have been found; they are inhibited only by oligosaccharides. Several factors determine the interaction between lectins and their corresponding specific carbohydrate residues. These include surface charge, the anomeric sugar linkage and the location of the specific sugar residue in the carbohydrate chain. Many lectins recognise terminal nonreducing saccharides, while others also recognise internal sugar sequences. A few lectins recognise carbohydrate sequences together with the amino acid to which they are linked. The ready availability of lectins with different carbohydrate specificities has led to their extensive utilisation as reagents for the study of simple and complex carbohydrates in solution and on cell surfaces.

Key words: lectins, carbohydrate-binding, sugar chain structure.

Dr Irena Lorenc-Kubis, Zakład Biochemii Molekularnej, Instytut Biochemii i Biologii Molekularnej, Uniwersytet Wrocławski, Tamka 2, 50–137 Wrocław.

WSTĘP

Lektyny stanowią grupę białek lub glikoprotein nieimmunologicznego pochodzenia wykazującą zdolność swoistego wiązania wolnych cukrów, aglutynacji komórek, lub precypitacji glikokonjugatów [1]. Białka te, o specyficznej zdolności odwracalnego wiązania cukrów, są szeroko rozpowszechnione zarówno w świecie roślin, zwierząt jak i mikroorganizmów.

Najlepiej scharakteryzowanymi lektynami pod względem struktury chemicznej oraz właściwości wiązania cukrów są lektyny pochodzenia roślinnego. Dotychczas wyizolowano i scharakteryzowano ponad 200 lektyn pochodzenia roślinnego należących do wszystkich głównych grup taksonomicznych [2]. Białkom tym poświęcono szereg artykułów i monografii [3–12].

U roślin wyższych bogatym źródłem lektyn są nasiona wielu gatunków roślin motylkowatych (*Leguminosae*) [13–19] i traw (*Gramineae*) [20–28]. Ich rozmieszczenie w nasionach zależy od rodzaju rośliny. W rodzinie motylkowatych (*Leguminosae*) większość lektyn jest zlokalizowana w liścieniach, część w zarodku, a śladowe ich ilości znaleziono w okrywach nasiennych [29].

W rodzinie wilczomleczowatych (*Euphorbiaceae*) lektyny zlokalizowane są głównie w endospermie, natomiast u roślin jednoliściennych w zarodku [27]. Obecność lektyn wykazano również w innych organach i tkankach: korzeniach [30–36], korze [37, 38], liściach [38–44], w owocach [45, 46] i bulwach [47, 48].

U większości roślin występuje zazwyczaj jeden rodzaj lektyn o określonej specyficzności w stosunku do reszt cukrowych. Znane są jednak

rośliny, z których wydzielono dwie lub więcej lektyn o różnej specyficzności wiązania cukrów. Dwie lektyny o różnej specyficzności w stosunku do reszt cukrowych zostały wyizolowane z *Bandeira simplicifolia* [49, 50] oraz z *Ulex europaeus*, z których jedna wykazywała specyficzność wobec N-acetyloglukozaminy, a druga wobec α L-fukozy [51, 52]. W nasionach *Vicia cracca* stwierdzono obecność 2 lektyn [53], a w liścieniach siewek dyni figolistnej (*Cucurbita ficifolia*), 3 lektyn [54] różniących się specyficznością cukrową.

Duża specyficzność lektyn stwarza szerokie możliwości wykorzystania tych białek do badania cukrów i ich pochodnych zarówno w roztworze jak i na powierzchni komórki, oraz do

rozdziatu oligosacharydów, glikopeptydów i glikoprotein różniących się strukturą łańcucha cukrowego [55–57].

Lektyny roślin wyższych znalazły również zastosowanie w identyfikacji komórek [58–59], w badaniach glikoprotein technikami elektroforetycznymi [60–64] i immunoelektroforetycznymi [65–71].

SPECYFICZNOŚĆ WĘGLOWODANOWA LEKTYN

Od szeregu lat obserwuje się szczególnie duże zainteresowanie lektynami, jako doskonałym narzędziem w badaniach nad oligosacharydami, glikopeptydami i glikoproteinami. To zagadnienie

Tabela 1. Specyficzność węglowodanowa lektyn [7]

Table 1. Carbohydrate-binding specificity [7]

Grupa lektynowa <i>lectin group</i>	Źródło lektyn – gatunek source of lectin – species	Rodzaj cukru haptenuowego <i>nominal specificity</i>	Swoistość wobec substancji grupowych krwi <i>blood group specificity</i>
Glukoza / Mannoza <i>Glucose / Mannose</i>	<i>Canavalia ensiformis</i>	α Man > α Glc > GlcNAc	NS
	<i>Vicia faba</i>	α Man > α Glc = GlcNAc	NS
	<i>Lens culinaris</i>	α Man > α Glc > GlcNAc	NS
	<i>Pisum sativum</i>	α Man > α Glc > GlcNAc	NS
	<i>Lathyrus sativus</i>	Man > Glc > GlcNAc	NS
	<i>Vicia cracca</i>	α Man > α Glc	NS
	<i>Vicia sativa</i>	α Man > α Glc	NS
	<i>Vicia ervilia</i>	α Man > α Glc	NS
	<i>Onobrychis viciifolia</i>	α Man > α Glc	NS
	<i>Wisteria floribunda</i>	Man ₃ GlcNAc ₂	NS
N-acetyloglukozaminowa <i>N-acetylglucosamine</i>	<i>Cytisus sessilifolius</i>	GlcNAc β 1, 4GlcNAc>L-Fuc α 1 2Gal β 1, 4GlcNAc	O(H)
	<i>Lycopersicon esculentum</i>	GlcNAc(β 1,4GlcNAc) ₁₋₃	NS
	<i>Oryza sativa</i>	GlcNAc(β 1,4GlcNAc) ₁₋₂ > GlcNAc	NS
	<i>Phytolacca americana</i>	GlcNAc(β 1,4GlcNAc) ₁₋₅ = (Gal β 1,4GlcNAc) ₂₋₅	NS
	<i>Solanum tuberosum</i>	GlcNAc(β 1,4GlcNAc) ₁₋₄	NS
	<i>Triticum vulgare</i>	GlcNAc(β 1,4GlcNAc) ₁₋₂ > β GlcNAc > Neu5Ac	NS
	<i>Ulex europaeus II</i>	L-Fuc α 1, 2Gal β 1, 4GlcNAc> GlcNAc(β 1,4GlcNAc) ₁₋₃	O(H)

Tabela 1. c.d.

Table 1. cont.

Grupa lektynowa <i>lectin group</i>	Źródło lektyn – gatunek <i>source of lectin – species</i>	Rodzaj cukru haptenu <i>nominal specificity</i>	Swoistość wobec substancji grupowych krwi <i>blood group specificity</i>
N-acetylogalaktozamino/ galaktozowa <i>N-acetylgalactosamine-ga lactose</i>	<i>Arachis hypogea</i>	Galβ1,3GalNAc > α i βGal	T
	<i>Crotalaria juncea</i>	Gal > GalNAc	NS
	<i>Dolichos biflorus</i>	GalNAcα1,3GalNAc > αGalNAc	A ₁ > A ₂
	<i>Evonymus europaea</i>	Galα1,3(L-Fucα1,2)Galβ1,3 lub 4GlcNAc > Galα1,3Gal > L- Fucα1,2Gal	B i O(H)
	<i>Glycine max</i>	α i βGalNAc > α i βGal	NS
	<i>Hura crepitans (nasiona-seeds)</i>	GalNAc > Gal	NS
	<i>Maclura pomifera</i>	αGalNAc > α Gal	NS
	<i>Momordica charantia</i>	Lac > α i βGal > GalNAc	NS
	<i>Phaseolus lunatus</i>	GalNAcα1,3(L-Fucα1,2)Galβ > GalNAc	A > B
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Galβ1,4GlcNAcβ1,2Man	NS
	<i>Psophocarpus tetragonolobus</i>	αGalNAc > αGal	NS
	<i>Ricinus communis</i> (aglutynina- agglutinin)	βGal > αGal > GalNAc	NS
	<i>Ricinus communis</i> (toksyna- toxin)	β i αGal > GalNAc	NS
	<i>Sophora japonica</i>	α i βGalNAc > α i β Gal	B > A > O(H)
	<i>Vicia graminea</i>	(Galβ1,3GalNAcα-O-) zgrupowane łańcuchy <i>grouped chains</i>	N
	<i>Viscum album</i>	βGal	NS
	<i>Vicia cracca</i>	GalNAc	A
<i>Vicia villosa</i> A ₄ B ₄	GalNAcα1,3Gal = αGalNAc αGalNAc	A T _n	
<i>Wisteria floribunda</i> (aglutynina-agglutinin)	GalNAcα1,6Gal > αGalNAc > βGalNAc	NS	
<i>L-Fukozowa</i>	<i>Lotus tetragonolobus</i>	αL-Fuc > L-Fucα1,2Galβ1, O(H) 4GlcNAc > L-Fucα1,2Galβ1, 3GlcNAc	
<i>L-Fucose</i>	<i>Ulex europeaus</i> I	αL-Fuc	O(H)

NS – lektyny niespecyficzne wobec erytrocytów ludzkich – *human blood group nonspecific lectins*Man – mannoza – *mannose*Lac – laktoza – *lactose*Glc – glukoza – *glucose*Gal – galaktoza – *galactose*GlcNAc – N-acetyloglukozoamina – *N-acetylglucosamine*GalNAc – N-acetylogalaktozamina – *N-acetylgalactosamine*omawiano w wielu pracach przeglądowych.
[72–80].Specyficzność węglowodanową lektyn okre-
śla się przez pomiar hamowania indukowanej

przez nie aglutynacji komórek [81] lub zdolności lektyn do tworzenia precypitatów z polisacharydami lub glikoproteinami [82]. Można również wykorzystać inne techniki, jak np. elektroforezę powinowactwa [83, 60, 61] lub chromatografię powinowactwa z zastosowaniem immobilizowanych lektyn [84, 85]. Badania nad zdolnością cukrów do hamowania indukowanej przez lektynę aglutynacji natywnych lub zmodyfikowanych erytrocytów ludzkich lub zwierzęcych pozwoliły na przeprowadzenie klasyfikacji lektyn, której jednym z kryteriów jest rodzaj cukru haptenowego będącego najbardziej efektywnym inhibitorem aglutynacji, (Tabela 1).

Większość lektyn charakteryzuje zdolność wiązania pojedynczych cukrów, takich jak mannoza, glukoza, N-acetyloglukozamina, galaktoza, N-acetyloglukozamina lub fukoza [86]. Na ogół jednak lektyny wykazują większe powinowactwo w stosunku do di-, tri-, tetrasacharydów i oligosacharydów w porównaniu z monosacharydami [87].

Wydzielona z orzecha ziemnego (*Arachis hypogaea*) lektyna wykazuje znacznie większe powinowactwo do disacharydu Gal β 1,3 GalNAc niż w stosunku do samej galaktozy [88, 89]. Podobnie lektyna z *Erythrina cristagalli* [90] preferuje wiązanie disacharydu Gal β 1,4 GlcNAc w porównaniu z monosacharydem – galaktozą.

Niektóre z lektyn charakteryzuje zdolność wiązania nie tylko mono – i disacharydów ale i trisacharydów. Te ostatnie są często silniejszymi inhibitorami aglutynacji w porównaniu z disacharydami, jak to wykazano w przypadku lektyny z soi (*Glycine max*) [91], lektyny z *Dolichos biflorus* [92] i lektyny z fasoli (*Phaseolus lunatus*) [93, 94].

Dla wielu lektyn wykazano również znacznie większe powinowactwo do oligosacharydów i glikopeptydów niż mono-, di – i trisacharydów. W przypadku lektyny z *Ulex europaeus* I i lektyny z *Lotus tetragonolobus*, glikopeptydy zawierające fukozę okazały się znacznie silniejszymi inhibitorami aglutynacji niż sama fukoza [87, 95].

Również aktywność aglutynacyjna lektyny z *Datura stramonium* [96, 97], podobnie jak lektyny z ziemniaka (*Solanum tuberosum*) [98],

jest znacznie silniej hamowana przez oligomery N-acetyloglukozaminy i glikopeptydy w porównaniu z dimerem N-acetyloglukozaminy. Sama natomiast N-acetyloglukozamina nie wywoływała efektu hamowania, lub obniżała jedynie nieznacznie efekt aglutynacji.

CZYNNIKI WPLYWAJĄCE NA WIĄZANIE CUKRÓW PRZEZ LEKTYNY

W wiązaniu oligosacharydów przez lektyny dużą rolę odgrywa nie tylko rodzaj i ilość cukrów występujących w łańcuchu oligosacharydowym, ale również i cały szereg innych czynników, jak: a) typ wiązania cukrów w oligosacharydach, b) położenie niezmodyfikowanych grup hydroksylowych w cukrach, c) struktura łańcucha oligosacharydowego, d) pozycja reszty cukrowej w łańcuchu oligosacharydowym, e) zdolność lektyny do wiązania cukrów umiejscowionych wewnątrz łańcucha cukrowego, f) obecność łańcucha peptydowego.

Nicolson i współ. [99] stwierdzili, że lektyna z rącznika (*Ricinus communis* RCA II) wykazuje znacznie większe powinowactwo do sacharydów, w których występuje wiązanie α – glikozydowe w porównaniu z sacharydami zawierającymi wiązanie β – glikozydowe.

Do interakcji lektyn z cukrami wymagana jest również często obecność niezmodyfikowanych grup hydroksylowych. W przypadku konkwaliny A usytuowanie tych grup dotyczy C-3, C-4 i C-6 reszty α mannozowej lub α glukozywej reszty [100].

Dużą rolę w interakcji między cukrem a lektyną odgrywa również położenie reszt cukrowych w łańcuchu oligosacharydowym. I tak np. lektyna z soczewicy (*Lens culinaris*), podobnie jak lektyna z wyki (*Vicia faba*), wykazuje znacznie większe powinowactwo do sekwencji cukrowej zawierającej kwas N-acetyleneuraminowy związany z węglem w pozycji C-6, w porównaniu do sekwencji, w której ten kwas związany jest przy węglu C-3 reszty galaktozowej [87].

Debray i współ. [87] wykazali również, że fukoza związana wiązaniem α (1 \rightarrow 6) glikozydowym z resztą N-acetyloglukozaminy, położonej w rdzeniu łańcucha oligosacharydowego jest

bardzo istotna w wiązaniu glikopeptydów przez lektynę z soczewicy. Fukoza połączona natomiast wiązaniem α -(1→3) glikozydowym z resztą GlcNAc usytuowaną w zewnętrznej części łańcucha oligosacharydowego, nie odgrywa istotnej roli w wiązaniu przez tą lektynę.

Na ogół lektyny reagują z nieredukującymi terminalnymi glukozydowymi resztami polisacharydów i glikoprotein. Znane są jednak przykłady interakcji lektyn z cukrami usytuowanymi wewnątrz łańcucha oligosacharydowego. I tak np. konkanawalina A poza interakcją z terminalną resztą α – mannozy lub α -glukozy wykazuje również zdolność wiązania wewnętrznej reszty 2 – α – mannozy [100]. Również i w przypadku lektyny z zarodków pszenicy (WGA) sugeruje się możliwość interakcji z wewnątrz usytuowanymi resztami GlcNAc (1→4)GlcNAc w łańcuchu oligosacharydowym [101].

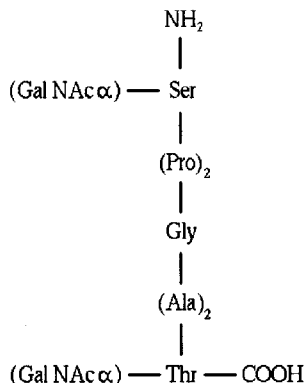
Ważną rolę w interakcji lektyna – cukier odgrywa także konformacja łańcuchów oligosacharydowych, co potwierdzają badania przeprowadzone nad specyficznością cukrową lektyny z *Bandeira simplicifolia*, lektyny specyficznej wobec N-acetyloglukozaminy [102]. Niektóre z lektyn rozpoznają sekwencje cukrowe łącznie z aminokwasem lub peptydem, z którym te cukry są związane [103, 104].

Dla wielu spośród badanych lektyn wykazano znaczny udział reszty peptydowej w wiązaniu łańcuchów oligosacharydowych. Pesant i Kornfeld [104] wykazali, że lektyna z grzyba *Agaricus bisporus* przejawia znacznie większe powinowactwo do oligosacharydów związanych O-glikozydowo z seryną (1→3 N-acetyloglukozamina-seryna\treonina), w porównaniu z samą galaktozą lub N-acetylogalaktozaminą lub też samym disacharydem Gal β (1→3)GalNAc. Lektyna ta nie wykazuje natomiast powinowactwa do łańcuchów oligosacharydowych związanych wiązaniem N-glikozydowym z asparaginą.

N-acetyloglukozaminowo-asparaginowa sekwencja odgrywa natomiast znaczną rolę w wiązaniu oligosacharydów przez lektynę z soczewicy (*Lens culinaris*) [87].

Tollefsen i Kornfeld [105] wykazali, że glikopeptydy zawierające jedną lub więcej N-

acetylogalaktozaminowych reszt związanych z seryną, są silniejszymi inhibitorami hemaglutynacji wywołanej przez lektynę z *Vicia villosa B4* w porównaniu z samą N-acetyloglukozaminą. Autorzy ci wykazali ponadto, że heptapeptyd zawierający dwie N-acetylogalaktozaminowe reszty, jedną związaną z NH₂-terminalną seryną i drugą z COOH-terminalną treoniną (Ryc. 1),



Ryc. 1. Heptapeptyd z dwoma N-acetylogalaktozaminowymi resztami.

Fig. 1. Heptapeptide with two N-acetylgalactosamine residues.

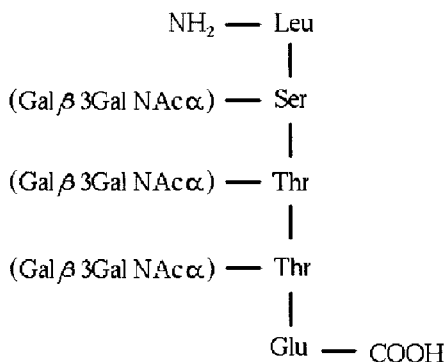
jest około 100-krotnie silniejszym inhibitorem aglutynacji w porównaniu z samą laktozaminą.

Niektóre z lektyn, jak np. lektyna z *Vicia graminea* wymagają do interakcji z cukrami całego pęku jednostek cukrowych Gal3GalNAc związanych z seryną lub treoniną, znajdujących się w bliskim sąsiedztwie NH₂-terminalnej reszty leucynowej [106, 107]. Taki układ występuje w glikoforynie ludzkich erytrocytów pozabawionej kwasu sialowego (Ryc. 2).

Struktura łańcucha cukrowego, jego połączenie z polipeptydem może więc odgrywać znaczącą rolę w powinowactwie oligosacharydów, glikopeptydów i glikoprotein do lektyn.

STRUKTURY ŁAŃCUCHÓW CUKROWYCH ROZPOZNAWANE PRZEZ LEKTYNY

Struktury łańcuchów cukrowych występujące w glikoproteinach można podzielić na 2 zasadnicze grupy (A i B).



Ryc. 2. Struktura oligosacharydu występującego w asialoglikoforynie erytrocytów ludzkich.

Fig. 2. Oligosaccharide structure of asialoglycophorin from N-human erythrocytes.

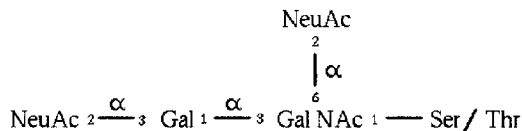
Kryterium podziału stanowi połączenie grup oligosacharydowych z łańcuchem polipeptydowym wiązaniem O-glikozydowym poprzez resztę seryny lub treoniny (grupa A – typ mucynowy), lub wiązaniem N-glikozydowym poprzez resztę asparaginy (grupa B) [108, 109]. Te dwie grupy łańcuchów oligosacharydowych (A i B) różnią się zasadniczo strukturą rdzenia.

W rdzeniu oligosacharydów należących do grupy A (Ryc. 3) występuje N-acetylogalaktozamina i galaktoza, z którymi mogą łączyć się liniowe lub rozgałęzione sekwencje zawierające D-galaktozę, kwas N-acetylonauraminowy, N-acetylo-D-glukozaminę, N-acetylo-D-galaktozaminę, L-fukozę.

Ksyloza, arabinoza i mannoza są składnikami rzadkimi, występującymi głównie w materiale pochodzenia roślinnego i bakteryjnego [110].

Grupa B łańcuchów oligosacharydowych związanych N-glikozydowym wiązaniem z asparaginą zawiera pentasacharydowy rdzeń, w skład którego wchodzi 3 mannozy (Man) i dwie N-acetyloglukozaminy (GlcNAc). W grupie tej wyróżnić można trzy główne typy łańcuchów oligosacharydowych połączonych rdzeniem [109]: a) polimannozowy, b) złożony, c) hybrydowy. (Ryc. 4)

Typ łańcucha cukrowego polimannozowego zawiera w swoim składzie jedynie reszty mannozowe przyłączone do tri mannozowego rdzenia



Ryc. 3. Struktura łańcucha oligosacharydowego występującego w typie mucynowym.

Fig. 3. Structure of oligosaccharide chain of mucine type.

nia [111]. Liczba reszt mannozy łącznie z cukrami fragmentu rdzeniowego wynosi do 8 (oligomannany). W materiale pochodzącym z bakterii lub grzybów liczba ta może stanowić kilkanaście lub więcej reszt mannozy (polimannany) [110].

W typie łańcucha oligosacharydowego złożonego występują najczęściej trisacharydowe jednostki zawierające kwas N-acetylonauraminowy-galaktozę – N-acetyloglukozaminę (NeuAc-Gal-GlcNAc), przyłączone do pentasacharydowego rdzenia. W łańcuchach tych mogą występować reszty fukozy lub ksylozy [112].

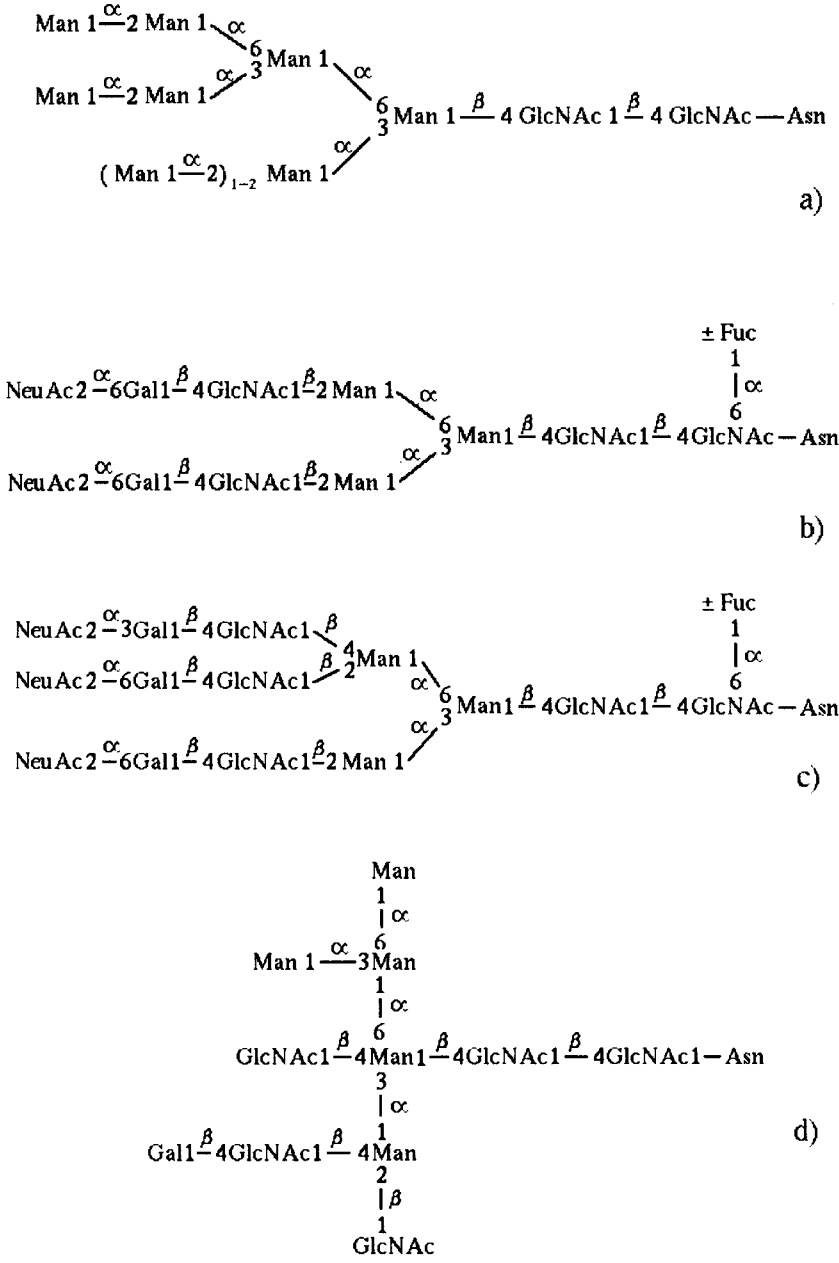
Typ oligosacharydów złożonych może posiadać strukturę dwuantenową zawierającą dwie trisacharydowe jednostki. Mogą też występować struktury trój- i cztero antenowe różniące się liczbą rozgałęzień w łańcuchu oligosacharydowym.

Hybrydowy typ łańcuchów oligosacharydowych składa się z elementów typu polimannozowego i złożonego.

W skład oligosacharydu należącego do tego typu wchodzi szereg jednostek mannozowych występujących na jednym ramieniu oraz trisacharydowe jednostki (NeuAc-Gal-GlcNAc) na drugim. Oligosacharydy wchodzące w skład typu hybrydowego mogą, podobnie jak w przypadku oligosacharydu typu złożonego, zawierać reszty fukozy połączone z resztą N – acetyloglukozaminową rdzenia.

W tym typie łańcucha cukrowego mogą występować również N-acetyloglukozaminowe reszty połączone wiązaniem (1→4) glikozydowym z resztą mannozy rdzenia tworząc strukturę hybrydową rozdzielającą (bisecting).

W powinowactwie lektyn do oligosachary-



Ryc. 4. Typy łańcuchów cukrowych występujące w glikoproteinach:
 a. – polimannozowy, b. – złożony-dwuantennyowy; c. – złożony trójjantennyowy, d. – hybrydowy.
 Man – mannoza; Glc – glukoza; GlcNAc – N-acetyloglukozamina; Gal – galaktoza; NeuAc – N-Acetyleneuraminowy kwas.

Fig. 4. Various types of sugar chains of glycoproteins:
 a. – high mannose type; b. – biantennary-type; c. – triantennary-type, d. – hybrid-type; Man-mannose
 Glc-glucose; GlcNAc – N-acetylglucosamine; Gal-galactose; NeuAc N-Acetylneuraminic acid

Tabela 2. Podział lektyn w zależności od typu wiązanej łańcucha cukrowego [55].

Table 2. Classification of lectins in term of the sugar chain type preference [55].

Typ łańcucha cukrowego <i>type of sugar chain</i>	Zródło lektyn – gatunek source of lectins – species	Specyficzność wobec monosacharydu <i>simple sugar specificity</i>
Ser/Thr – związany łańcuch cukrowy (typ łańcucha – mucynowy) <i>Ser/Thr – linked sugar chain</i> (<i>mucin – type chain</i>)	<i>Agaricus bisporus</i>	Gal
	<i>Arachis hypogaea</i>	Gal
	<i>Iberis amara</i>	Gal
	<i>Maclura pomifera</i>	GalNAc
	<i>Vicia graminea</i>	Gal
	<i>Vicia villosa</i>	GalNAc
Asn – związany łańcuch cukrowy <i>Ans – linked sugar chain</i>	<i>Canavalia ensiformis</i>	Man
	<i>Datura stramonium</i>	GlcNAc
	<i>Lens culinaris</i>	Man
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	GalNAc
	<i>Phytolacca americana</i>	GlcNAc
	<i>Pisum sativum</i>	Man
	<i>Ricinus communis</i>	Gal
	<i>Vicia faba</i>	Man
<i>Wisteria floribunda</i>	GlcNAc	
Oba typy łańcucha cukrowego <i>Both type of sugar chain</i>	<i>Sophora japonica</i>	Gal
	<i>Triticum vulgare</i> (zarodki-embryos)	GalNAc
	<i>Wisteria floribunda</i>	GalNAc

dów dużą rolę odgrywa więc nie tylko sekwencja łańcucha oligosacharydowego, ale również i struktura tego łańcucha.

KLASYFIKACJA LEKTYN ZE WGLĘDU NA TYP WIĄZANEGO ŁAŃCUCHA CUKROWEGO

Ze względu na typ łańcucha cukrowego wiązanej przez lektynę, białka te zostały podzielone na 3 zasadnicze grupy: [55]

1. Lektyny wiążące oligosacharydy typu mucynowego (związane O-glikozydowo z łańcuchem peptydowym),

2. Lektyny rozpoznające łańcuchy cukrowe związane z białkiem wiązaniem N-glikozydowym,

3. Lektyny reagujące z łańcuchami oligo-

sacharydowymi połączonymi wiązaniem O-, lub N-glikozydowym z peptydem (Tabela 2).

Lektyny wchodzące w skład poszczególnych grup różnią się często specyficznością wobec samych monosacharydów. I tak np. należące do pierwszej grupy (mucynowej) lektyny z grzyba *Agaricus bisporus*, orzecha ziemnego (*Arachis hypogaea*) wykazują specyficzność wobec D-galaktozy, podczas gdy niektóre z nich, jak np. lektyna z *Maclura pomifera* oraz *Vicia villosa* preferują wiązanie N-acetyloglukozaminy.

Również lektyny wchodzące w skład grupy drugiej i trzeciej różnią się zdolnością wiązania monosacharydów.

Lektyny wykazujące specyficzność wobec tych samych monosacharydów, jak np. lektyny z *Ricinus comunis* oraz *Arachis hypogaea* wiąza-

ce D-galaktozę oraz lektyna z *Phaseolus vulgaris* i lektyna z *Vicia villosa* reagujące z N-acetyloglukozaminą mogą wykazywać znaczne różnice w preferencyjności typu wiązanej łańcucha cukrowego.

Wyniki badań nad monosacharydami jako haptenowymi inhibitorami lektyn nie mogą być więc zawsze w pełni porównywalne ze strukturą cukrów związanych w łańcuchu oligosacharydowym, występującym na powierzchni komórki.

Szczegółowe informacje dotyczące struktury oraz sekwencji cukrowych rozpoznawanych przez lektyny można uzyskać stosując chromatografię na kolumnach z immobilizowanymi lektynami [84].

Metoda ta znalazła szerokie zastosowanie do izolacji oraz analizy asparaginowo związanych oligosacharydów różnych glikoprotein [113–120].

PODZIĘKOWANIE

Pani Prof.dr hab. Bronisławie Morawieckiej pragnę serdecznie podziękować za cenne rady udzielone w trakcie pisania tej pracy.

LITERATURA

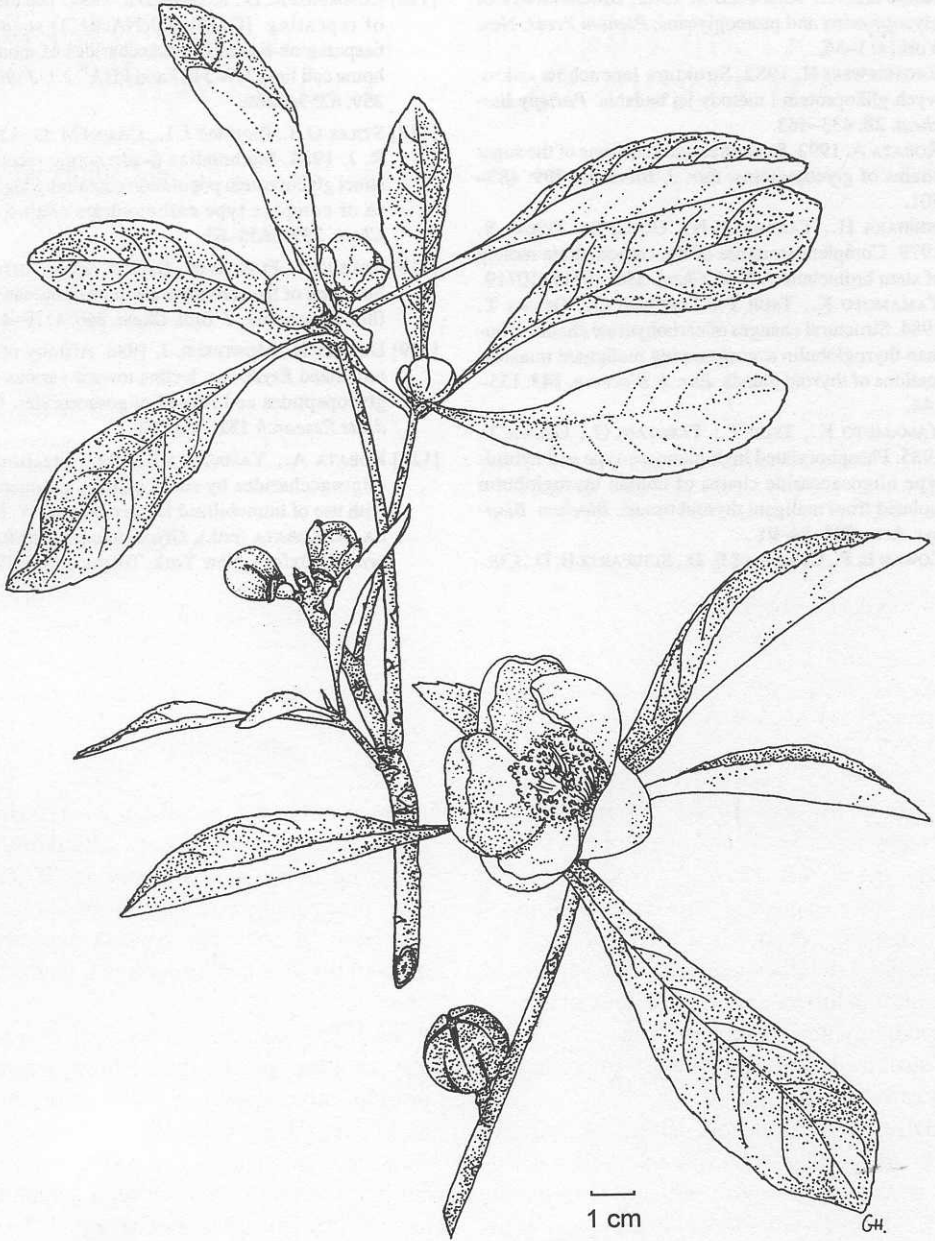
- [1] GOLDSTEIN I. J., HUGHNES R. C., MONSIGNY M., OSAWA T., SHARON N. 1980. What should be called a lectin? *Nature* **286**: 66–72.
- [2] VAN DAMME E. J. M., SMEETS K., VAN DRIESSCHE E., PEUMANS W. J. 1993. Plant lectins: reflections on recent developments and future prospects. W: Van E. DRIESSCHE, H. FRANZ, S. BEECKMANS, U. PFULLER, A. KALLIKORM, BØG-HANSEN T. C. (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry*. **8**: 73–81.
- [3] PEUMANS W. J., VAN DAMME E. J. M. 1993. The role of lectins in the defense of plants. W: Van DRIESSCHE E., FRANZ H., BEECKMANS S., PFULLER U., KALLIKORM A., BØG-HANSEN T. C. (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry*. **8**: 82–91.
- [4] VAN DRIESSCHE E. 1988. Structure and function of *Leguminosae* lectin. W: H. Franz (red.), *Advances in Lectin Research*. Springer, Berlin, s. 73–134.
- [5] LIS H., SHARON N. 1981. Lectins in higher plant. W: E. Marcus (red.), *The Biochemistry of Plants*. Academic Press, New York, **6**: 371–447.
- [6] GOLDSTEIN I. J., HAYES C. E. 1978. The lectins. Carbohydrate binding proteins of plants and animals. *Adv. Carboh. Chem. Biochem.* **35**: 127–340.
- [7] GOLDSTEIN I. J., PORETZ R. D. 1986. Isolation, physicochemical characterization and carbohydrate-binding specificity of lectins. W: I. E. LIENER, N. SHARON, I. J. GOLDSTEIN (red.), *The Lectins*. Orlando San Diego, New York, s. 33–248.
- [8] LIS H., SHARON N. 1986. Application of lectins. W: Harcourt Brace Janowich (red.), *The Lectins. Properties, Function and Applications in Biology and Medicine*. Academic Press Inc. s. 293–370.
- [9] STROSBERGS A. D., BUFFARD D., LAUWEREYS M., FORIERS A. 1986. Legume Lectins: A large family of homologous proteins. W: I. E. LIENER, N. SHARON, I. J. GOLDSTEIN (red.) *The Lectins*: Orlando San Diego, New York, London, s. 33–249.
- [10] SHARON N., LIS H. 1989. *Lectins*. Chapman Hall (red.): London, New York. 1–127.
- [11] ROUGE P., CAMBILLAN C., BOURNE V. 1991. The Three-Dimensional structure of legume lectins. W: D. C. Kilpatrick, E. Van Driesche, T. C. BØG-HANSEN (red.), *Lectin Reviews*. Sigma Chemical Company. **1**: 143–159.
- [12] PEUMANS W. J., VAN DAMME E. J. M. 1994. Proposal for a novel system of nomenclature of plant lectins. Van DRIESSCHE R., FRANZ H., BEECKMANS S., Van DRIESSCHE E., FISCHER J., BEECKMANS S., BØg-Hansen T. C. (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry*. **10**: 105–117.
- [13] REEKE G. N., Jr BECKER J. W. 1986. Three-dimensional structure of favin: saccharide binding-cyclic permutation in leguminous lectin. *Science* **234**: 1108–1111.
- [14] ENTLICHER G., KOSTIR J. V., KOCOUREK J. 1970. Studies on Phytohemagglutinins. III. Isolation and characterization of hemagglutinins from the Pea (*Pisum sativum*). *Biochim. Biophys. Acta*. **221**: 272–281.
- [15] HEMPERLY J. J., HOPP T. P., BECKERUN CUNNINGHAM B. A. 1979. The chemical characterization of favin, a lectin isolated from *Vicia faba*. *J. Biol. Chem.* **254**: 6803–6810.
- [16] HO S.-C., MALEK-HEDAYAT S., WANG J. L., SCHINDLER M. 1986. Endogenous lectins from cultured soybean cell: isolation of a protein immunologically cross-reactive with seed soybean agglutinin and analysis of its role in binding of *Rhizobium japonicum*. *J. Cell. Biol.* **103**: 1043–1054.
- [17] DONATUCCI D. A., LIENER I. E., GROSS C. J. 1987. Binding of Navy bean (*Phaseolus vulgaris*) lectin to the intestinal cells of the rat and its effect on the absorption of glucose. *J. Nutr.* **117**: 2154–2160.
- [18] FORIERS, A., LEBRUN, E., VAN RAPENBUSH R., DE NEVE, R., STROSBERG A. D. 1981. The structure of the (*Lens culinaris*) lectin. Amino acid sequence determination and prediction of the secondary structure. *J. Biol. Chem.* **256**: 5550–5560.
- [19] GEBAUER G., SCHILTZ E., SCHIMPL A., RUDIGER H. 1979. Purification and characterization of a mitogenic lectin and lectin-binding protein from *Vicia sativa*. *Hoppe-Seyler's Züricher Physiologisches Chemie*. **360**: 1727–1735.
- [20] PEUMANS W. J., STINISSEN H. M., CARLIER A. R. 1982. Isolation and partial characterization of wheat germ agglutinin like lectins from rye (*Secale cereale*) and barley (*Hordeum vulgare*) embryos. *Biochem. J.* **203**: 239–243.
- [21] PEUMANS W. J., SPAEPEN C., STINISSEN H. M., CARLIER A. R. 1982. Isolation and partial characterization

- of a lectin from a false brome grass (*Brachypodium sylvaticum*). *Biochem. J.* **205**: 635–638.
- [22] PEUMANS W. J., STINISSEN H. M., CARLIER A. R. 1983. The rice lectin and its relationship to cereal lectins. *Biochem. Physiol. Pflanzen* **178**: 423–431.
- [23] MISHKIND M. L., PALEWITZ B. A., RAIKHEL N. V. 1983. Localization of wheat germ agglutinin-like lectins in various species of *Gramineae*. *Science* **220**: 1290–1292.
- [24] MISHKIND M., RAIKHEL N. V., PALEWITZ B. A., KEEGSTRA K. 1982. Immunocytochemical localization of wheat germ agglutinin in wheat. *J. Cell. Biol.* **92**: 753–764.
- [25] TAKAHASHI T., YAMADA N., IWANOTO K., SHIMABAYASKI Y., IZUTSU K. 1973. Some properties and characterization of rice seed hemagglutinin (*Oryza sativa*). *Agr. Biol. Chem.* **37**: 29–36.
- [26] MANSFIELD M. A., PEUMANS W. J., RAIKHEL N. V. 1988. Wheat germ agglutinin is synthesized as a glycosylated precursor. *Planta*. **173**: 482–489.
- [27] STINISSEN H. M., PEUMANS W. J., CARLIER A. R. 1983. Occurrence and immunological relationships of lectins in gramineous species. *Planta*. **159**: 105–111.
- [28] PEUMANS W. J., VAN DAMME E. J. M. 1994. Recent advances in the purification and characterization of plant lectins and their introduction as tools. W: Van DRIESCHE E., FISCHER J., BEECKMANS S., BØG-HANSEN T. C. (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry*. **10**: 118–127.
- [29] ETZLER M. E. 1986. Distribution and function of plant lectins. W: I. E. LIENER, N. SHARON, I. J. GOLDSTEIN (red.), *The Lectins*. 371–436.
- [30] PEUMANS W. J., NSIMBA-LUBAKI M., CARLIER A. R., VAN DRIESCHE E., 1984. A lectin from *Bryonia dioica* roots stocks. *Planta*. **160**: 222–228.
- [31] ALEKSIDZE, G. Y., VYSKREBENTSEVA E. I. 1986. Subcellular localization of lectins in sugar-beet root tissues of various ages. *Fiziologija Rastenii*. **33**: 213–220.
- [32] DIAZ L. C., LEMS-VAN KAN P., VAN DER SCHAAL I. A. M., KIJNE J. W. 1984. Determination of pea (*Pisum sativum*) root lectin using an enzyme-linked immunosay. *Planta*. **161**: 302–307.
- [33] DIAZ L. C., MELCHERS L. S., HOOYKAAS P. J. J., LUGTENBERG B. J. J., KIJNE J. W. 1989. Root lectin as a determinant of host-plant specificity in the *Rhizobium*-legume symbiosis. *Nature*. London. **338**: 579–581.
- [34] GADE W., SCHMIDT E. L., WOLD F. 1983. Evidence for the existence of an intracellular root-lectin in soybeans. *Planta*. **158**: 108–110.
- [35] GATEHOUSE J. A., BOULTER D. 1980. Isolation and properties of a lectin from the roots of *Pisum sativum* (Gaeden pea). *Physiologia Plantarum*. **49**, 437–442.
- [36] QUINN J. M., ETZLER M. E. 1987. Isolation and characterization of a lectin from the roots of *Dolichos biflorus*. *Arch. Bioch. Biophys.* **258**: 535–544.
- [37] BROEKAERT W. M., NSIMBA-LUBAKI M., PEETERS B., PEUMANS W. J. 1984. A lectin from elder (*Sambucus-nigra L.*) bark. *Biochem. J.* **221**: 163–169.
- [38] PEUMANS W. J., VAN DAMME E. J. M., 1993. The role of lectins in the defence of plants. Van DRIESCHE E., FRANZ H., BEECKMANS S., PFULLER U., KALLIKORM A., BØG-HANSEN T. C. (red.), *Lectins. Biology Biochemistry, Clinical Biochemistry*, **8**: 82–91.
- [39] LAMB J. E., SHIBATA S., GOLDSTEIN I. J. 1983. Purification and characterization of *Griffonia simplicifolia* leaf lectins. *Plant Physiol.* **71**: 879–887.
- [40] TALBOT C. F., ETZLER M. E. 1978. Isolation and characterization of a protein from leaves and stems of *Dolichos biflorus* that cross-reacts with antibodies to seed lectin. *Biochemistry*. **17**: 1474–1479.
- [41] RIBEREAU-GAYOU G., JUNG M. L., DIETRICH J. B., BECK J. P., 1993. Lectins and viscotoxins from mistletoe (*Viscum album L.*) extracts: development of a bioassay of lectins. Van DRIESCHE E., FRANZ H., BEECKMANS S., PFULLER U., KALLIKORM A., BØG-HANSEN T. C. (red.), *Lectins. Biology – Biochemistry, Clinical Biochemistry*. **8**: 21–28.
- [42] ZISKA P., GELBIN M., FRANZ H. 1993. Interaction of mistletoe lectins ML-I, II and III with carbohydrates. Van DRIESCHE R., FRANZ H BEECKMANS S., PFULLER U., KALLIKORM A., BØG-HANSEN T. C. (red.), *Lectins. Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry*. **8**: 10–13.
- [43] HANKINS C. N., KINDIGER J. I., SHANNON L. M. 1987. The lectins of *Sophora japonica*. I. Purification, properties and N-terminal amino acid sequence of two lectins from leaves. *Plant Physiology*. **83**: 825–829.
- [44] VAN DAMME E. J. M., ALLEN A. K., PEUMANS W. J. 1987. Leaves of the orchid twayblade (*Listera ovata*) contain a mannose-specific lectin. *Plant Physiol.* **85**: 566–569.
- [45] KILPATRICK D. C. 1980. Purification and some properties of a lectin from fruit juice of the tomato (*Lycopersicon esculentum*). *The Biochem. J.* **185**: 169–172.
- [46] ALLEN, A. K. 1979. A lectin from the exudate of the fruit of the vegetable marrow (*Cucurbita pepo*) that has a specificity for β -1,4-linked N-acetylglucosamine oligosaccharides. *Biochem. J.* **183**, 133–137.
- [47] VAN DAMME E. J. M., ALLEN A. K., PEUMANS W. J. 1987. Isolation and characterization of a lectin with exclusive specificity towards mannose from snowdrop (*Galanthus nivalis L.*) bulbs. *FEBS Letters*. **215**: 140–144.
- [48] ALLEN A. K. NEUBERGER A. 1973. The purification and properties of the lectin from potato tubers, a hydroxyproline-containing glycoprotein. *Biochem. J.* **135**: 307–314.
- [49] SHANKAR-IYER P. N., WILKINSON K. D., GOLDSTEIN I. J. 1976. An N-Acetyl-D-glucosamine binding lectin from *Bandeira simplicifolia* seeds. *Arch. Biochem. Biophys.* **177**: 330–333.
- [50] HAYES C. E., GOLDSTEIN I. J. 1974. An α -D-Galactosyl binding lectin from *Bandeira simplicifolia*. Isolation by affinity chromatography and characterization. *J. Biol. Chem.* **249**: 1904 – 1914.
- [51] OSAWA T., MATSUMOTO I. 1972. Gorse (*Ulex europaeus L.*) phytohemagglutinins. W: V. GINSBURG (red.), *Methods in Enzymology, Complex Carbohydrates, Part B*. **28**. Academic Press. New York. 323–327.
- [52] HOREJSI V., KOCOUREK J. 1974. Studies on Phyto-

- hemagglutinins. Some properties of the Anti-H specific phytohemagglutinin of the Furze seeds (*Ulex europaeus* L.). *Biochim. Biophys. Acta* **336**: 329–337.
- [53] BAUMANN C., RUDIGER H., STROBERG A. D. 1979. A comparison of the two lectins from *Vicia cracca*. *FEBS lett.* **10**: 216–218.
- [54] LORENC-KUBIS I., KLIMCZAK A., MORAWIECKA B. 1993. Lectins from squash (*Cucurbita ficifolia*) seedlings. *Acta Biochim. Polon.* **40**: 103–105.
- [55] OSAWA T., TSUJI T. 1987. Fractionation and structural assessment of oligosaccharides and glycopeptides by use of immobilized lectins. *Ann. Rev. Biochem.* **56**: 21–42.
- [56] MERKLE R. K., CUMMINGS R. D. 1987. Lectin affinity chromatography of glycopeptides. *Meth. Enzymol.* **138**: 232–259.
- [57] HARADA H., KAMEI M., TOKUMOTO Y. i in. 1987. Systematic fractionation of oligosaccharides of human immunoglobulin G by serial affinity chromatography on immobilized lectin columns. *Anal. Biochem.* **164**: 374–81
- [58] REISNER Y., SHARON N., HARAN-GHERA N. 1980. Expression of peanut agglutinin receptors on virus-induced pre-leukemic cells in mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **77**: 2244–2246.
- [59] CAMMER W., ZHANG H. 1993. Lectin binding by macroglial and microglial cell in the brains of young normal and myelin-deficient (*md*) mutant rats. *Glycobiology* **3**: 627–631
- [60] BØG-HANSEN T. C., BJERRUM O. J., BROGREN C. H. 1977. Identification and quantification of glycoproteins by affinity electrophoresis. *Anal. Biochem.* **81**: 78–87
- [61] OWEN P., OPPENHEIM J. D., NACHBAR M. S., KESSLER R. E. 1977. The use of lectins in quantitation and analysis of macromolecules by affinoelectrophoresis. *Anal. Biochem.* **80**: 446–457.
- [62] LORENC-KUBIS I. 1989. Acid phosphatases from *Lupinus angustifolius* and their immunological relationship with grass acid phosphatases. *Plant Science.* **62**: 37–43.
- [63] LORENC-KUBIS I., MORAWIECKA B. 1986. Acid phosphatase from grass tissues: II. Con A-binding root acid phosphatase isoenzymes and their immunological relationship. W: T. C. BØG-HANSEN, E. Van DRIESSCHE (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry*. Walter de Gruyter et Co., Berlin, New York. **5**: 617–622.
- [64] LORENC-KUBIS I., MORAWIECKA B. 1985. Post-synthetic modifications of proteins change during development. Acid phosphatases from different grass tissues. W: T. C. BØG-HANSEN, J. BREBOROWICZ (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry*. Walter de Gruyter Co., Berlin, New York. **4**: 259–266.
- [65] BØG-HANSEN T. C. 1979. Proceedings of the Third International Symposium of Affinity Chromatography and Molecular Interaction J. M. EGLY (red.): INSERM Symp. Ser. s. 399–416.
- [66] BØG-HANSEN T. C., BJERRUM O. J., RAMLAU J. 1975. Detection of biospecific interaction during the first dimension electrophoresis in crossed immunoelectrophoresis. *Scand. J. Immunol.* **4**, Suppl (1): 141–147.
- [67] TAKETA T. 1993. Two-dimensional lectin affinity electrophoresis. Characterization of α -fetoprotein sugar chain heterogeneity. W: R. Van DRIESSCHE, H. FRANZ, S. Beeckmans, U. PFULLER, A. Kallikorm, T. C. BØG-HANSEN (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry.* **8**: 367–373.
- [68] HANSEN J-E. S., PEDERSEN B., BØG-HANSEN T. C. 1993. Affinity electrophoresis with con A. Value of orosomucoid mikroheterogeneity as a marker in cancer. W: R. Van DRIESSCHE, H. FRANZ, S. BEECKMANS, U. PFULLER, A. KALLIKORM, T. C. BØG-HANSEN (red.), *Lectin, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry.* **8**: 374–378.
- [69] LORENC-KUBIS I., BØG-HANSEN T. C. 1981. Activation of acid phosphatase from *Poa pratensis* by binding to lectins. W: T. C. BØG-HANSEN (red.), *Lectins-Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry*, **1**. Walter de Gruyter et Co., Berlin, New York. 157–167.
- [70] LORENC-KUBIS I. 1986. Some properties and immunological relationship of acid phosphatases from *Gramineae*. *Plant Science.* **44**: 1–5.
- [71] LORENC-KUBIS I. 1983. Isolation and characterization of *Poa pratensis* seed acid phosphatases interacting with con A. W: T. C. BØG - HANSEN, G. A. Spengler (red.), *Lectins-Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry.* **3**. Walter de Gruyter et Co., Berlin, New York. 379–386.
- [72] DEBRAY H., PIERCE-CRETEL A., SPIK G., MONTREUIL J. 1983. Affinity of the ten insolubilized lectins towards various glycopeptides with the N-glycosylamine linkage and related oligosaccharides. W: T. C. BØG-HANSEN, G. A. Spengler (red.), *Lectins-Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistr.* **3**. Walter de Gruyter et Co., Berlin, New York. 335–350.
- [73] LIS H., SHARON N. 1981. Lectins in higher plant. W: A. MARCUS (red.), *The Biochemistry of Plants.* **6**. Academic Press New York, London, Toronto. 371–447.
- [74] LIS H., SHARON N. 1986. Lectins as a molecules and as tools. *Ann. Rev. Biochem.* **55**: 35–67
- [75] SHARON N., LIS H. 1989. Carbohydrate specificity. W: Chapman Hall (red.), *Lectins*. London, New York. 37–42.
- [76] KILPATRICK D. C., VAN DRIESCHE E., BØG-HANSEN T. C. 1991. *Lectin Reviews*. Sigma Chemical Company **1**: 1–217.
- [77] MULLER W. E. G., MATTHES E., BACHMANN M., KLJAJIC Z., GASIC M., FORREST J. M. S. 1993. Novel, Lectin-based enzyme-linked immunoassay for the quantitation of envelope glycoprotein 120 of human immunodeficiency virus. W: E. Van DRIESSCHE, H. FRANZ, S. BEECKAMNS, U. PFULLER, A. KALLIKORM, T. C. BØG-HANSEN (red.), *Lectins, Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry.* **8**: 341–347.
- [78] LI W. P., ZUBER C. ROTH J. 1993. Use of *Phaseolus vulgaris* leukoagglutinating lectin in histochemical and blotting techniques: a comparison of digixigenin and biotin-labelled lectins. *Histochemistry* **100**: 347–356.

- [79] ALROY J., UCCI A. A., PEREIRA M. E. A. 1984. Lectins: Histochemical probes for specific carbohydrate residues. W: RA DE LELLIS (red.), *Advances in Immunohistochemistry*. Masson Inc, New York 67–88
- [80] HAJDUKOVIC-DRAGOJLOVIC L., HRISTIC V., CUPERLOVIC M., STAJIC M., 1994. Serum transferrin glycosylation in patients with various liver diseases. W: E. Van DRIESSCHE, J. FISCHER, S. Beeckmans., T. C. BØGHANSEN (red.), *Lectins. Biology-Biochemistry, Clinical Biochemistry*. **10**: 86–93.
- [81] FLEMMING C., ULRICH M., SCHWALL G., SCHRODER C., MULLER W. 1992. Determination of lectin characteristics by novel agglutination technique. *Anal. Biochem.* **205**: 251–256.
- [82] GOLDSTEIN I. J. 1972. W: WHISTLER R. L., MILLER J. N. B. (red.), *Methods of Carbohydrate Chemistry*. Academic Press, New York **5**: 106–119.
- [83] BØGHANSEN T. C. 1983. W. H. Scantem (red.), *Solid Phase. Biochemistry. Analytical and Synthesis Aspects*. New York, Wiley. 223–2251.
- [84] OSAWA T., TSUJI T. 1987. Fractionation and structural assessment of oligosaccharides and glycopeptides by use of immobilized lectins. *Ann. Rev. Biochem.* **56**: 21–42.
- [85] CUMMINGS R. D., KORNFIELD S. 1982. Characterization of the structural determinants required for the high affinity interaction of the asparagine-linked oligosaccharides with immobilized *Phaseolus vulgaris* leucoagglutinating and erythroagglutinating lectins. *The J. Biol. Chem.* **257**: 11230–11234.
- [86] PEUMANS W. 1984. Carbohydrate-binding specificity of plant lectins. W: Katholieke Universiteit Leuven. Fakulteit der Landbouwweten-Schappen, *Biochemistry, Cell-Biology, Physiology, Biosynthesis and Function of Gramineae Lectins*. ss.5–10.
- [87] DEBRAY H., DECOUF D., STRECKER G., SPIK G., MONTREUIL J. 1981. Specific of twelve lectins towards oligosaccharides and glycopeptides related to N – glycoproteins. *Eur. J. Biochem.* **117**: 41–55.
- [88] DE BOECH H., MATTA K. L., CLAEYSSENS M., SHARON N., LOONTJENS F. G. 1983. Binding of 4-methylumbelliferyl β – D-galactosyl-(1 \rightarrow 3)-N-acetyl- β -D-galactosamine to peanut agglutinin. Characterization and application in substitution titrations. *Eur. J. Biochem.* **131**: 453–460.
- [89] LOTAN R., SKUTELSKY E., DANON D., SHARON N. 1975. Purification, composition and specificity of the anti-T lectin from Peanut (*Arachis hypogaea*) *J. Biol. Chem.* **250**: 8518–23.
- [90] LIS H., JOUBERT F. J., SHARON N. 1985. Isolation and properties of an-acetyllactosamine-specific lectins from nine *Erythrina* species. *Phytochemistry*. **24**: 2803–2809.
- [91] PEREIRA M. E. A., KABAT S. E. A. SHARON N. 1974. Immunochemical studies on the specificity of soybean agglutinin. *Carbohydrate Res.* **37**: 89–102.
- [92] ETZLER M. E., KABAT E. A. 1970. Purification and characterization of a lectin (plant hemagglutinin) with blood group A specificity from *Dolichos biflorus*. *Biochemistry*. **9**: 869–877.
- [93] GALBRAITH W., GOLDSTEIN I. L. 1972.. Phytohemagglutinin of the Lima Bean (*Phaseolus lunatus*). Isolation, characterization and interaction with Type A, blood-group substance. *Biochemistry*. **11**: 3976–3984.
- [94] ROBERTS D. D., GOLDSTEIN I. L. 1984. Effect of carbohydrate and metal ion binding on the reactivity of the essential thiol groups of Lima bean lectin. *J. Biol. Chem.* **259**: 903–908.
- [95] SUSZ J. P., DAWSON G. 1979. The affinity of the fucose-binding lectin from *Lotus tetragonolobus* for glycopeptides and oligosaccharides accumulating in fucosidosis. *J. Neurochem.* **32**: 1009–1013.
- [96] HOREJSI V., KOCOUREK J. 1978. Studies on lectins. XXXVII. Isolation and characterization of the lectin from Jimson-Weed seeds (*Datura stramonium*) *Biochim. Biophys. Acta.* **532**: 92–97.
- [97] KILPATRICK D. C., YEOMAN M. M. 1978. Purification of the lectin from *Datura stramonium*. *Biochem J.* **175**: 1151–1153.
- [98] ALLEN A. K., NEUBERGER A. 1973. The purification and properties of the lectin from potato tubers, a hydroxyproline-containing glycoprotein. *Biochem. J.* **135**: 307–314.
- [99] NICOLSON G. L., BLAUSTEIN J., ETZLER M. E. 1974. Characterization of two plant lectins from *Ricinus communis* and their quantitative interaction with a Murine lymphoma. *Biochemistry*. **13**: 196–204.
- [100] GOLDSTEIN I. L., REICHERT C. M., MISAKI A., GORIN P. A. J. 1973. An extension of the carbohydrate binding specificity of concanavalin A. *Biochim. Biophys. Acta.* **317**: 500–504.
- [101] GOLDSTEIN I. L., HAMMARSTROM S., SUNDBLAD G. 1975. Precipitation and carbohydrate-binding specificity. Studies on wheat germ agglutinin. *Biochim. Biophys. Acta.* **405**: 53–61.
- [102] WOOD C., KABAT E. A., EBISU S., GOLDSTEIN I. J. 1978. An immunochemical study of the combining sites of the second lectin isolated from *Bandeirea simplicifolia* (BS II). *Ann Immunol. (Inst. Pasteur)* **129c**: 143–158.
- [103] LISOWSKA E., DUK M. 1975. Modification of amino groups of human – erythrocyte glycoproteins and the new concept on the structural basis of M and N blood-group specificity. *Eur. J. Biochem.* **54**: 469–474.
- [104] PRESANT C. A., KORNFIELD S. 1972. Characterization of the cell surface receptor for the *Agaricus bisporus* hemagglutinin. *J. Biol. Chem.* **247**: 6937–6945.
- [105] TOLLEFSEN S. E., KORNFIELD R. 1983. Isolation and characterization of lectins from *Vicia villosa*. Two distinct carbohydrate binding activities are present in seed extracts. *J. Biol. Chem.* **258**: 5161–5171.
- [106] DUK M., LISOWSKA E., KORDOWICZ M., WASNIEWSKA K. 1982. Studies on the specificity of the binding 6 sites of *Vicia graminea* anti-N lectin. *Eur. J. Biochem.* **123**: 105–112.
- [107] PRIGENT M. J., VEREZBENCOMO V., SINAY P., CARTRON J. P. 1984. Interaction of synthetic glycopeptides carrying clusters of O – glycosidic disaccharide chains (β – D-Gal (1–3)- α -D-GalNAc) with β -D-Galactose-binding Lectins. *Glycoconjugate J.* **1**: 73–80.

- [108] MONTREUIL J. 1980. Primary structure of glycoprotein glycans. Basis for the molecular Biology of glycoproteins. *Adv. Carbohydr. Chem. Biochem.* **37**: 157–223.
- [109] KORNFELD R., KORNFELD S. 1982. Biochemistry of glycoproteins and proteoglycans; *Plenum Press*. New York. s. 1–34.
- [110] KROTKIEWSKI H. 1982. Struktura łańcuchów cukrowych glikoprotein i metody jej badania. *Postępy Biochem.* **28**: 433–463.
- [111] KOBATA A. 1992. Structures and functions of the sugar chains of glycoproteins. *Eur. J. Biochem.* **209**: 483–501.
- [112] ISHIHARA H., TAKAHASHI N., OGURI S., TEJIMA S. 1979. Complete structure of the carbohydrate moiety of stem bromelain. *J. Biol. Chem.* **254**: 10715–10719.
- [113] YAMAMOTO K., TSUIJI T., TARUTANI O., OSAWA T. 1984. Structural changes of carbohydrate chains of human thyroglobulin accompanying malignant transformations of thyroid glands. *Eur. J. Biochem.* **143**: 133–144.
- [114] YAMAMOTO K., TSUIJI T., TARUTANI O., OSAWA T. 1985. Phosphorylated high mannose-type and hybrid-type oligosaccharide chains of human thyroglobulin isolated from malignant thyroid tissue. *Biochim. Biophys. Acta.* **838**: 84–91.
- [115] COWAN E. P., CUMMINGS R. D., SCHWARTZ B. D., CULLEN S. E. 1982. Analysis of murine Ia antigen glycosylation by lectin affinity chromatography. *J. Biol. Chem.* **257**: 11241–48.
- [116] CUMMINGS R. D., KORNFELD S. 1984. The distribution of repeating [Gal β 1,4GlcNAc β 1,3] sequences in 6asparagine-linked oligosaccharides of mouse lymphoma cell lines BW 5147 and PHA^R 2.1. *J. Biol. Chem.* **259**: 6253–6260.
- [117] STILES G. I., BENOVIC J. L., CARON M. G., LEFKOWITZ R. J. 1984. Mammalian β -adrenergic receptors. Distinct glycoprotein population containing high mannose or complex type carbohydrate chains. *J. Biol. Chem.* **259**: 8655–63.
- [118] KRUSIUS T., FUKUDA M., DELL A., RUOSLAHTI E. 1985. Structure of the carbohydrate units of human amniotic fluid fibronectin. *J. Biol. Chem.* **260**: 4110–4116.
- [119] DEBRAY H., MONTREUIL J. 1986. Affinity of four immobilized *Erythrina* lectins toward various N-linked glycopeptides and related oligosaccharides. *Carbohydrate Research* **151**: 359–370.
- [120] KOBATA A., YAMASHITA K. 1993. Fractionation of oligosaccharides by serial affinity chromatography with use of immobilized lectin columns. W: M. FAKUDA, A. KOBATA (red.), *Glycobiology. A practical Approach*. Oxford, New York, Tokyo, s. 103–125.



Franklinia altamaha Marsh.