

【総説】

菌類のレクチン —その分布, 構造, 機能および新しい分類基準の提案—

長田嘉穂

(千葉大学園芸学部生物生産科学科分子生体機能学研究室)

Fungal lectins: Occurrence, structure, function and grouping.

Yoshiho Nagata

(Lab. Molecular Cell Biology, Dept. of Bioproduction Sciences,
Faculty of Horticulture, Chiba University)

Abstract

Information on the occurrence, structure and function of fungal lectins is described, and new standards for grouping of the fungal lectins are proposed on the basis of the information.

Organisms belonging to the five orders in the fungal kingdom have been reported to produce lectins. Owing to the recent progress in the gene cloning technology, many cDNA clones encoding fungal lectins were obtained and sequenced. Grouping of the fungal lectins was done on the basis of their amino acid sequences, and eight families and six family-candidates were established. Although the function of fungal lectins in nature are still obscure, grouping of them into two on the basis of their function is also proposed. One group, designated “domestic lectins”, work within the organism, in the process of morphogenesis and cell differentiation, for example. The other, designated “foreign lectins”, act against non-self organisms, mainly in self-defense.

1. はじめに

19世紀の末に、血液学や免疫学の勃興と発展の中で赤血球凝集素（現在レクチンと呼ばれている物質）が見出された。レクチンは研究材料として有用であったため、これらの学問の進展に貢献して来た。レクチンが初めて見出されたのがヒマメであったので、その後しばらくはマメ類を中心とする植物が新規のレクチン探索の対象となった。そのため、レクチンは初期には植物性赤血球凝集素Phytohemagglutininと呼ばれたが、その後動物や微生物にも同様な活性をもつタンパク質が見出されたので、Hemagglutininあるいは単にAgglutininとも呼ばれた。1979年に行われたレクチン研究者による国際会議の決定により、現在ではレクチンLectinという呼び名に統一されている。しかし、個々のレクチンの名称には一部で古い呼び名が残っている場合もある。

レクチンとは糖を特異的に識別し、可逆的に結合するという共通の性質をもつ一群のタンパク質に与えられた名称である。レクチンは発見されてから現在に到るまで、細胞生物学の研究で重要な役割を演じて来た。即ち、1940年代までに血液型の決定基の研究に使われ、細胞表面の糖鎖の違いによって赤血球のA, B, O型が決められている事を明らかにする上で大きく貢献した。1960年代に、レクチンに休止リンパ球の再分裂を引き起こすMitogen活性が見出され、細胞の分裂機構の研究に寄与した。また、がん細胞を特異的に凝集するレクチンが見出され、がん細胞の特性、特に細胞表面糖鎖のもつ重要性が認識されるに到った。さらに、レクチンは細胞表面のマーカーとして使われ、現在細胞膜の構造モデルとして広く認められている流動モザイク説の確立にひと役買った。最近では、生物における種々の情報の授受における重要性が明らかとなって来た細胞表面糖鎖の研究において、レクチンは欠くことのできない物質とし

て益々その有用性を発揮している。

このような状況を背景として、キノコもレクチンの探索源の1つとして研究され、多くのキノコにレクチンが含まれている事が明らかにされた。しかし、キノコ由来のレクチンが生化学的な手段により精製され、タンパク質としての性質が明らかにされたのは1960年代以降である。本稿では、現在までに研究されたキノコを含む真核菌類におけるレクチンの分布と性質をまとめると共に、最近著しく進展した菌類レクチンの一次構造ならびに高次構造の研究を整理して、これらの情報に基づくレクチン・ファミリーの存在を提案する。更に、レクチンを生産している生物自身にとって、レクチンが果たしている役割について考察し、菌類レクチンの機能とそれに基づく分類についても提案する。

なお、レクチン全般の解説書としては、Sharon & Lis [1] によるものが良くまとまっている。

2. 菌類の分類とレクチンの分布およびその生化学的性質

最初のレクチンが植物種子に見いだされたのは1888年であるが、それから間もない1907年には早くも数種類のキノコにレクチンが存在することが報告されている[2]。現在までに、世界中では数百種類のキノコの抽出液についてレクチン活性の有無、即ち血球凝集を起こすか否かが調べられ、大部分のキノコについては血球凝集活性があることが判明している。しかし、レクチンが単離精製されたものはおよそ60種類程度である。

菌類のレクチンについて現在までの研究成果をまとめるに当たり、はじめに菌類の範囲をどのように定めるかが問題であった。それは、菌類の分類には色々な考え方があり、必ずしも決定版がある訳ではないためである。本稿では、「生物学辞典」(岩波書店, 1989)に所載の生物分類表に従い、真核菌類を表1のように10の門とした。

真核菌類の各門におけるレクチンの分布、即ち、レクチンに関する記載のある菌類は、表1の10門のうち(2)細胞性粘菌門、(7)接合菌門、(8)子囊菌門、(9)担子菌門および(10)不完全菌門であり、(1)変形菌門、(3)ラビリンチュラ門、(4)卵菌門、(5)サカゲツボカビ門、(6)ツボカビ門の5門については現在のところ報告例がない。細胞性粘菌門については、この菌は細胞分化のモデル生物として研究されているため、そのレクチン研究も比較的早い時期から盛んであり[3]、3種からのレクチンについて報告されている。接合菌門からも2例の報告がある。子囊菌門では、盤菌亜綱のキノコのレクチンに関する研究が比較的多い。担子菌門には多くの食用キノコが含まれ、菌

類レクチンの研究例も最も多い。担子菌キノコでは、圧倒的多数は真正担子菌綱帽菌亜綱ハラタケ目のキノコであるが、ヒダナシタケ目についても研究が進んできた。その他、不完全菌門のレクチンについても報告されている。

表1に、現在迄に生化学的性質の調べられている菌類由来のレクチンについてまとめた。該当のある門については、門の下綱、目、科に細分類してレクチンの分布とその性質をまとめた。まずレクチンを生産している菌類を分類表によって分類した。ついで、種の学名と和名、レクチンの略称名、糖に対する特異性、サブユニットの分子量と構成および文献を示した。和名は決められていないものも多く、筆者の調べた範囲で記載した。レクチンの略称は原則として原著論文の著者が提案しているものを記載した。

ここでは表1を総合的に眺めた時の特長を列記する。

1) 糖特異性の性質

レクチンの特長である糖に対する特異性は、キノコ由来のレクチン全体に共通する性質が認められるわけではない。ガラクトース (Gal) およびその関連糖が多く見られるが、これはレクチン一般に見られることである。その他にはフコース (Fuc) 特異的なものが見られる。また血球凝集活性が単糖では阻害されないが、糖タンパク質で阻害されるものがある。糖タンパク質としてはブタ胃ムチン (PSM)、ウシ顎下腺ムチン (BSM) およびそのアシアロ化物 (asPSMおよびasBSMと表記) が有効な場合が多く見られる。

2) タンパク質としての性質

サブユニットの分子量や数、アミノ酸組成といったタンパク質の化学的性質もキノコ由来のレクチン全体に共通する性質が認められるわけではなく、色々である。しかし、中には次項で述べるようにアミノ酸配列の相同性でグループ分けできる例も見いだされて来ている。

3) イソレクチンが存在する場合

タンパク質レベルでのレクチンの研究から、1つのキノコの中に性質が良く似たレクチンが複数存在する場合は知られていた。最近のレクチン遺伝子のクローニングによる研究の結果、非常に良く似た複数の遺伝子が存在するケースが多く報告され、これらの遺伝子産物がいわゆるイソレクチンを形成していると考えられる。そのようなレクチンについては、その略称に*を付した。

4) 複数のレクチンを含有する場合

1つの子実体の中に大きく性質の異なる複数のレクチンを含む場合もあるが、そのような例は少ない。一方、1つのキノコで子実体 (F) と菌糸 (M) で別のレ

表1：菌類レクチンの分布と性質

分類と種名および和名	レクチンの略称名	糖特異性	サブユニット構成	引用文献
(1) 変形菌門 Myxomycota				
(2) 細胞性粘菌門 Acrasiomycota (2-1) 細胞性粘菌綱 Acrasiomycetes				
(2-1-1) タマホコリカビ目 Dictyosteliales				
<i>Dictyostelium discoideum</i>	Discoidin I*	Gal	[26] ₄	[8, 9]
	Discoidin II*	Gal	[25] ₄	[8, 10]
<i>Dictyostelium purpureum</i>	Purpurin*	Lac	[22] ₄	[11]
<i>Polysphondylium pallidum</i>	Pallidin*	Lac	[26] ₃	[12]
(3) ラビリンチュラ門 Labyrinthulomycota				
(4) 卵菌門 Oomycota				
(5) サカゲツボカビ門 Hyphochytridiomycota				
(6) ツボカビ門 Chytridiomycota				
(7) 接合菌門 Zygomycota (7-2) 接合菌綱 Zygomycetes				
(7-2-1-1) ハエカビ目 Entomophthorales ハエカビ科 Entomophthora				
<i>Conidiobolus lamprauges</i>	CLA	GlcNAc	[86] ₆	[13, 14]
(7-2-2-1) ケカビ目 Mucorales ケカビ科 Mucoraceae				
<i>Rhizopus stolonifer</i> クモノスカビ	RSL	L-Fuc	[4.5] ₆	[15]
(8) 子囊菌門 Ascomycota (8-3) 真正子囊菌綱 Euascomycetes				
(8-3-1) 核菌亜綱 Pyrenomycediae				
(8-3-1-1) タマカビ目 Sphaeriales ソルダリア科 Sordariaceae				
<i>Neurospora crassa</i> アカパンカビ	NCL	GlcNAc	[40]	[16]
<i>Neurospora sitophila</i>	NSA	BSM	[22] ₂	[17]
(8) 子囊菌門 Ascomycota (8-3) 真正子囊菌綱 Euascomycetes				
(8-3-2) 盤菌亜綱 Discomycetidae				
(8-3-2-1-1) ビョウタケ目 Helotiales オルビリアキン科 Orbiliaceae				
<i>Orbilia auricolor</i>				
(<i>Arthrobotrys oligospora</i>)	AOL		[18] ₂	[18-20]
(8-3-2-1-2) ビョウタケ目 Helotiales キンカクキン科 Sclerotiniaceae				
<i>Ciborinia camelliae</i>	CCL	GalNAc	[17.5]	[21]
<i>Sclerotinia miyabeana</i>		Gal	[18] ₂	[22]
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>		Gal	[17] ₂	[22]
<i>Sclerotinia trifoliorum</i>		Gal	[17] ₂	[22]
(8-3-2-2-1) チャワントケ目 Pezizales ピロネマキン科 Pyronemataceae				
<i>Aleuria aurantia</i> ヒイロチャワントケ	AAL	L-Fuc	[34] ₂	[23-25]
<i>Melastiza chateri</i> ベニサラタケ	MCL	L-Fuc	[40] ₂	[26]
<i>Pezia badia</i> クリイロチャワントケ	PBA	L-Fuc	[28]	[27]
(9) 担子菌門 Basidiomycota (9-2) 異型担子菌綱 Heterobasidiomycetes				
(9-2-1-1) キクラゲ目 Auriculariales キクラゲ科 Auriculariaceae				
<i>Auricularia polytricha</i> アラゲキクラゲ		Lac	[23] ₁	[28]
(9) 担子菌門 Basidiomycota (9-3) 真正担子菌綱 Eubasidiomycetes				
(9-3-2) 帽菌亜綱 Hymenomycetidae				
(9-3-2-1-1) ヒダナシタケ目 Aphylllophorales タコウキン科 Polyporaceae				
<i>Fomes fomentarius</i>		GalNAc, Raf	[35] + [21] + [10]	[29]
<i>Grifola frondosa</i> マイタケ	(1)GFL	GalNAc	[30-52]	[30]
	(2)GFL	PSM	[22]	[31]
<i>Ischnoderma resinosum</i> ヤニタケ	IRA	Gal, Lac	[16] ₂	[32]
<i>Laetiporus sulphureus</i> マスタケ	LSL*	LacNAc	[35] ₄	[33, 34]
<i>Polyporus squamosus</i> アミヒラタケ	PSA	Lac	[28] ₂	[35]
(9-3-2-1-2) ヒダナシタケ目 Aphylllophorales マンネンタケ科 Ganodermataceae				
<i>Ganoderma lucidum</i> マンネンタケ	LZ-8	asBSM	[13] ₂	[36, 37]
(9-3-2-1-3) ヒダナシタケ目 Aphylllophorales サンゴハリタケ科 Hericiaceae				
<i>Hericium erinaceu</i> ヤマブシタケ	HEL	asBSM	[16] + [15] ₂	[38]
(9-3-2-1-4) ヒダナシタケ目 Aphylllophorales エゾハリタケ科 Climacodonaceae				
<i>Mycleptodonoides aitchisonii</i> ブナハリタケ	MAL	asBSM	[16] ₄	[39]
(9-3-2-1-5) ヒダナシタケ目 Aphylllophorales イボタケ科 Thelephoraceae				
<i>Boletopsis leucomeals</i> クロカワ		GlcNAc	[15]	[40]

(表1の続き)

分類と種名および和名	レクチンの略称名	糖特異性	サブユニット構成	引用文献
(9-3-2-2-1) ハラタケ目 Agaricales	ハラタケ科 Agaricaceae			
<i>Agaricus bisporus</i> ツクリタケ	ABL*	asPSM	[16] ₄	[41, 42]
<i>Agaricus blazei</i> ヒメマツタケ		asBSM	[16] ₄	[43]
<i>Agaricus campestris</i> ハラタケ			[16] ₄	[44, 45]
<i>Agaricus edulis</i>			[15] ₄ + [16] ₂	[46]
(9-3-2-2-2) ハラタケ目 Agaricales	キシメジ科 Tricholomataceae			
<i>Clitocybe nebularis</i> ハイイロシメジ		Gal, Lac	[18] ₂ + [15] ₂	[30]
<i>Flammulia velutipes</i> エノキタケ	(1) FVA	asFetuin	[11] ₂	[47, 48]
	(2) FIP-fve		[12, 7] ₁	[49]
<i>Laccaria amethystina</i> ウラムラサキ	LAL	GalNAc, Fuc	[17] + [16]	[50]
<i>Marasmius oreades</i> シバフタケ	MOA*	LacNAc	[32]	[51, 52]
<i>Tricholoma mongolicum</i>	TML*	Lac	[18] ₂	[53, 54]
(9-3-2-2-3) ハラタケ目 Agaricales	ヒラタケ科 Pleurotaceae			
<i>Pleurotus cornucopiae</i> タモギタケ	PCL-F*	PSM	[16] ₂	[55-57]
	PCL-M*	Gal	[40] _p	[58, 59]
<i>Pleurotus ostreatus</i> ヒラタケ	POL	GalNAc	[40] ₂	[60-62]
<i>Lentinus edodes</i> シイタケ		GlcN		[63]
(9-3-2-2-4) ハラタケ目 Agaricales	ヒトヨタケ科 Coprinaceae			
<i>Coprinus cinereus</i> ネナガノヒトヨタケ	CGL*	Gal	[16]	[64]
<i>Psathyrella velutina</i> ムジナタケ	PVL	GlcNAc	[40] ₁	[65]
(9-3-2-2-5) ハラタケ目 Agaricales	テングタケ科 Amanitaceae			
<i>Amanitia pantherina</i> テングタケ	APL	BSM	[22] ₂	[66]
(9-3-2-2-6) ハラタケ目 Agaricales	ウラベニガサ科 Pluteaceae			
<i>Volvariella volvacea</i> フクロタケ	(1) VGA		[13] ₂	[67]
	(2) FIP-vvo		[15]	[68]
(9-3-2-2-7) ハラタケ目 Agaricales	モエギタケ科 Strophariaceae			
<i>Pholiota aurivella</i> スメリスギタケモドキ	PAA	asFetuin	[18] _p	[69]
<i>Pholiota squarrosa</i> スギタケ		asPSM	—	[70]
<i>Psilocybe barrerae</i> シビレタケ	PBL	Gal	[28] _p	[71]
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> センボンイチメガサ		asPSM	—	[70]
(9-3-2-2-8) ハラタケ目 Agaricales	オキナタケ科 Bolbitaceae			
<i>Agrocybe aegerita</i> オキナタケ		Gal	[16] ₂	[72]
<i>Agrocybe cylindracea</i> ヤナギマツタケ		Lac	[15] ₂	[73, 74]
(9-3-2-2-9) ハラタケ目 Agaricales	イグチ科 Boletaceae			
<i>Boletus satanas</i> イグチ	Bolesatin	Gal	[63] ₁	[75]
<i>Xerocomus chrysenteron</i> キッコウアワタ	XCL		[17]	[76, 77]
(9-3-2-2-10) ハラタケ目 Agaricales	ベニタケ科 Russulaceae			
<i>Lactarius deliciosus</i> チチタケ	LDL	asBSM	[18] ₂	[78]
<i>Lactarius deterrimus</i>	LDetL	asBSM	[18] ₂	[79]
<i>Lactarius lignyotus</i> クロチチタケ		asPSM	[22] ₄	[76]
(9) 担子菌門 Basidiomycota (9-3) 真正担子菌綱 Eubasidiomycetes				
(9-3-3) 腹菌亜綱 Gasteromycetidae				
(9-3-3-1-1) スッポンタケ目 Phallales	スッポンタケ科 Phallaceae			
<i>Phallus impudicus</i> スッポンタケ		Fetuin	[21] ₄	[80]
(10) 不完全菌門 Deuteromycotina (10-2) ヒホミセス綱 Hyphomycetes				
(10-2-1) 叢生不完全菌目 Moniliales				
<i>Aspergillus niger</i>		L-Ara	—	[81]
<i>Aspergillus oryzae</i>		L-Fuc	[35] ₂	[82]
(10) 不完全菌門 Deuteromycotina (10-3) 無孢子不完全菌綱 Agonomycetes				
<i>Rhizoctonia solani</i>	RSA	GalNAc	[13] ₂	[83, 84]
<i>Rhizoctonia crocorum</i>	RCL	Fetuin	[11] ₄	[85]
<i>Sclerotium rolsii</i>	SRL	PSM	[45]	[86, 87]

1) 略称名に*を付したものは、イソレクチンの存在を示す。

2) 表中の [] 内の数値はサブユニットの分子量を、添字はサブユニットの個数を示す。添字の p は、サブユニットが多数会合することを示す。

3) 糖タンパク質としては、Fetuin, BSM (ウシ顎下腺ムチン), PSM (ブタ胃ムチン) が使用されている。頭に as を付したものは、シアル酸を除去した (asialo) ものである事を示す。

クチンを含む場合がタモギタケで見いだされており、表中ではFとMをつけて区別した。

5) 研究者により違いがある場合

1つのキノコのレクチンに対して、研究者により異なる性質が報告されている場合があり、表中では(1), (2)と示した。このような例で、その違いの理由は明確ではないが、使用したキノコの生育状態、入手先の違いなどを反映している可能性が高いと考えられる。

個々のレクチンの性質に関する詳細な情報は、引用した原報または総説[4-7]を参照して頂きたい。

3. アミノ酸配列によるキノコのレクチンの分類： レクチン・ファミリーの提唱

最近、キノコのレクチンのcDNAの取得によるアミノ酸配列の決定が行われるようになって、全アミノ酸配列の決定されたレクチンの数が増大した。これらの情報に基づいてレクチンをグループ化する事により、幾つかのレクチン・ファミリーが形成できる事が判明した。植物や動物由来のレクチンに対しては、既にレクチン・ファミリーの設定が提唱されているが、菌類のレクチンに対して総合的にレクチン・ファミリーの設定を提唱するのは本稿が初めてである。

菌類のレクチン・ファミリーは、全アミノ酸配列が報告されているレクチンを基準として設定した。ファミリーの順番は、決定の年代の早いものから順に番号を付けて呼び、基準となるレクチンの略称名をもってファミリーの通称とした。現在迄に完全なアミノ酸配列が報告されている菌類のレクチンは20例を超える。これらの情報を整理すると、以下に述べるように8つのファミリーを設定する事ができた。

その他に、N末端5残基以上の部分配列が決定されており、上述のファミリーに含まれないレクチンが6例報告されている。これらは暫定的に6つのファミリー候補とした。現在は独立のファミリー候補を形成しているものでも、今後の研究の進展によっては既に設定されているファミリーに合併される場合が出てくると考えられる。

(1) Family-1: Discoidin Family

1981年にPooleら[9]によって細胞性粘菌*Dictyostelium discoideum*のレクチン遺伝子のクローニングが行われ、全アミノ酸配列が決定された(cDNA配列から決定された場合は、図の説明文中にDDBJのaccession No.を記した)。そのレクチンDiscoidin Iの配列を基準とするファミリーである(図1)。細胞性粘菌は細胞分化のモデル生物として研究され[3]、そのレクチンの出現パター

ンが子実体形成に関与している事を推測させたため早くから詳しく研究されたので、菌類のレクチンの中では最も早く全アミノ酸配列が決定された。しかし、その後の研究からレクチンと子実体形成との係わりには明確な結果が得られず、現在はあまり研究されていない。このファミリーにはDiscoidin IとDiscoidin II [10]が属している。この2つのレクチンは名前からはイソレクチンであるかの印象を与えるが、アミノ酸配列の相同性は50%程度であり、発現の時期も異なるので、いわゆるイソレクチンの関係ではなく、同一ファミリーに属するレクチンと考えるのが妥当である。

(2) Family-2: LZ-8 Family

1989年にTanakaら[37]により漢方薬で良く知られる担子菌ヒダナシタケ目に属するマンネンタケ(霊芝)*Ganoderma lucidium*のレクチンの全アミノ酸配列がタンパク質レベルの研究から決定された。そのレクチンLZ-8を基準とするファミリーである(図2)。このファミリーには、同じ担子菌ではあるがハラタケ目に属するエノキタケ*Flammulina velutipes* [49] およびフクロタケ*Volvariella volvacea* [68]のレクチンが属し、お互いの相同性は60%前後とかなり高い。これらのレクチンは共通して動物に対して免疫調整作用を示すタンパク質(Fungal Immunomodulatory Protein: FIP)であり、エノキタケのものはFIP-fve、フクロタケのものはFIP-vvoとも呼ばれる。

(3) Family-3: AAL Family

1990年にFukumoriら[25]により子囊菌に属するヒイロチャワントケ*Aleuria aurantia*のレクチンのcDNAがクローニングされ、全アミノ酸配列が決定された。そのレクチンAALを基準とするファミリーであり(図3)、単糖ではL-Fucose、オリゴ糖では α -1,6結合したフコースに特異的である。その後10年程して、同じ子囊菌チャワントケ目のベニサラタケ*Melastiza chateri*のレクチンMCLの部分アミノ酸配列が明らかにされ[26]、このファミリーに属する事が判明した。さらに*Aspergillus*属の2種、*Asp. oryzae* [82]と*Asp. fumigatus*のレクチンが相同性をもつ事が報告された。

これらのレクチンは共通して310残基前後のアミノ酸残基からなり、その配列中に6回の繰り返しをもつ事が特長である。繰り返し配列のアミノ酸残基の相同性は必ずしも高くないが、部分的に高い保存性を示す短い配列や残基(IAAやIRVYおよびE, Wなど)が転々と存在する。

このファミリーには、菌類以外では植物の青枯病をお

consensus	MS G V NA LR ST YN H N LN N K DGSE W SS D N	
(1)	MS-TQGLVQLISNAQCHLRTSTNYNDVHTQFNAVLNLYKN-KGTNTIDGSEAWCSSIVDTN	58
(2)	MSVPAGSVSCLANALLNLRSTDYNDHGVKNSILNFSNSKASRFDGSESWSSSVLDKN	60
consensus	Q IVAG F QGRGDHDQWVTSYK RY LDNV W EY NG I DRN	
(1)	QYIVAGCEVPRTFMCVALQGRGDHDQWVTSYKIRYSLDNVTWSEYRNGAATGVTDRNTV	118
(2)	QFIVAGSDSVKHFAISTQGRGDHDQWVTSYKLRITLDNVNWEYNNGEIINANKDRNSI	120
consensus	V F PI ARSTAIHP T NNHISLR E Y PV S SV QVG GD LN	
(1)	VNHFFDTPIRARSIAIHPLTWNHISLRCEFTYQPVQS----SVTQVGADIYTGDNCLN	174
(2)	VTINFNPPIKARSIAIHPTYNHISLRWELIALPVKSYSNPSV-QVG-EVSI GD-RSLN	177
	* * * **	
consensus	G G R V VKF EF P V D Q R NITTKGFD F T	
(1)	TGSGKREVVVPVKFQFEFATLPKVALNFDQIDCTDATNQTRIGVQPRNITTKGFDCVFYT	234
(2)	SGTGSRTIVRHVKFVFEFLSVPIVSIGCKKVDATDNGQMRWEGKSENITTKGFDLTFIT	237
consensus	W N VY L DY A	
(1)	WNANKVYSLRADIATALE	253
(2)	WGNNAVYDLTFDYAVEFNN	257

図1 Family-1 (Discoidin family) のアミノ酸配列

*Dictyostelium discoideum*の生産するレクチンDiscoidin I (1 : DDBJ accession No. J01284) のアミノ酸配列を基準とし, Discoidin II (2 : D29628) の配列と比較した. consensusの列は, 両者で同じアミノ酸である事を示している. 配列の下線は細胞接着に関与する配列を, また, *は糖結合に関与する配列を示している.

consensus	S T L F A K FDYTP W RG P ID TFP VLT K Y YRV LG	
(1)	SD--TALIFRLAWDVKKLSFDYTPNWGRGNPNFIDNVTFPKVLTDKAYTYRVAVSGRNLGV	60
(2)	SA--TSLTFQLAYLVKKIDFDYTPNWGRGTPSSYIDALTFPKVLTDKKYSYRVVVGSDLG	60
(3)	STDLTQLLFFIAYNLQKVNFDYTPQWQRGNPSSYIDTVTFPRVLTKAYQYRVVVGDKDLGI	62
consensus	V G Q N L YN GYG ADT TI VV PDT IAA W	
(1)	KPSYAVESDGSQKVNFLYNGYGVADTNTIQIFVVDPT--NNDFIQAQWN	111
(2)	ESNFAVTPSGGQTINFLQYNGGYGVADTKTIQVVFVVDPTGNSEEYIIAEWKKT	114
(3)	KPSYSVQADGSQKVNLLYNSGYGIADTTTIKVYVVDPT--NNDFIQAQWN	113

図2 Family-2 (LZ-8 family) のアミノ酸配列

*Ganoderma lucidum*の生産するレクチンLZ-8 (1)のアミノ酸配列を基準とし, *Flammulina velutipes*のレクチンFIP-five (2)および*Volvariella volvacea*のレクチンFIP-vvo (3)の配列と比較した. これらの3つの配列はタンパク質レベルで決定された. consensusの列は, 三者で同じアミノ酸である事を示している.

こす細菌*Ralstonia solanacearum*のレクチンが属する事が報告されている. 但し, このレクチンは小さく, AALの繰り返し配列の2個分をもっている [88].

(4) Family-4: ABL Family

1995年にCrenshawら [89] により担子菌に属するツクリタケ*Agaricus bisporus*のレクチンABLのcDNAがクローニングされ, 全アミノ酸配列が決定された. ABLを基準とするこのファミリーのレクチンは, その後, 子囊菌も含めて菌類に広く分布することが判明している. 図4に示すように, 現在9種に及ぶ菌類からこのファミリーに属するレクチンが見出されている. この中には, かつてセンチュウの捕食との関係が示唆されていた土壌中の菌類で, 現在は子囊菌キノコ*Orbilbia auricular*の無性世代である事が判明している*Arthrobotrys oligospora*のレクチンAOL [19] が含まれている. このレクチンと

センチュウとの係わりは, 最近, 否定的な報告がなされた.

筆者らの研究しているタモギタケ*Pleurotus cornucopiae*には子実体で発現するレクチンPCL-F [57] と菌糸塊でのみ発現するレクチンPCL-M [59] が存在するが, そのうちのPCL-Fはこのファミリーに属し, PCL-Mは別のファミリーを形成する事が判明した. PCL-Fについては2つの遺伝子がクローニングされ, タンパク質レベルの研究結果と併せて2つの遺伝子産物の組み合わせによる3つのイソレクチンの存在が判明している. 同様に*Xerocomus chrysenteron*のレクチンXCL [77] にも2つの遺伝子の存在が報告されている. その他, 担子菌キノコ*Paxillus involutus*, 子囊菌の核菌綱に属する*Gibberella zeae*, *Podospora anserine*, *Neurospora crassa*, *Sclerotium rolfsii*からも良く似たレクチンの存在が報告されている. このグループ内でのアミノ酸配列の相似性は30%~70%であり, 全体で144残基の内およそ20残基が

consensus	L IAA lRVYFQD G IRE W G NVI	
(1)	PTEFLYTSKIAAISWAATGGRQQRVYFQDLNGKIREAQRGDNPTWGGSSQNV	54
(2)	MSTPGAQQVLFRTGIAAVNST----NHLRVYFQDVYGSIRESLYESG--WANGTEKNVI	53
(3)	MSTPGAQEVLFRTGIAAVNST----NHLRVYFQDSHGSIRESLYESG--WANGTAKNVI	53
(4)	PTEFLYGGKEAAIIWVYGGV...	20
consensus	AKL PiAA T K IRVY N L E YD G W G L	
(1)	GEAKLFSPLAAVTWKSAGGIQIRVYCVNKDNLSEFVYD-GSKWITGQLGSGV	106
(2)	GNAKLGSPVAA-TSKELK--HIRVYTLTEGNTLQEFAYDSGTGWYNGGLGGA	103
(3)	AKAKLGTPLAA-TSKEL--KNIRVYSLTEDNVLQEAAYDSGSGWYNGALAGAK	103
consensus	V S iaa G iRvY QK I EY W G W G G	
(1)	VKVGSNSKLAALQWGGSESAPPNIRVYVYQKNGSGSSIHEYVWSG-KWTAGASFGST	162
(2)	FQVAPYSRIAIVFLAGTD--ALQLRIYAQKPD---NTIQEYMWNGDGWKEGTNLGGA	155
(3)	FTVAPYSRIGSVFLAGTN--ALQLRIYAQKTD---NTIQEYMWNGDGWKEGTNLGVA	155
consensus	PGTGIGaT iRvYfQ TD K D W	
(1)	VPGTGIGATAIGP-----GRLRIYYQATDN-KIREHCWD-SNSWYVGGFSASA	208
(2)	LPGTGIGATSFRTYDNGPSIRIWFQ-TD-LKLVRAYDPHKGWYDPLVTIFD	206
(3)	LPGTGIGVTCWRYTDYDGPISIRVWFQ-TDNLKLVQRAYDPHTGWFKELTTIFD	207
consensus	IAAI iRvY G I	
(1)	SAGVSIAAISWGST---PNIRVYVQKGREELYEAYG-GSWNTP-GQIKDA	254
(2)	RAPPRTAIAATSFGAGNSSIYMRIFYVNSDNTIWQVCWDHKGKGYHDKGTITPV	259
(3)	KAPPRCAIAATNFNPGKSSIIYMRIFYVNSDNTIWQVCWDHKGQGYHDKRTITPV	260
consensus	iAa S iRvYfQ S W W G G	
(1)	SRPTPSLPDTFIAANSSGN-----IDISVFFQASG-VSL-QQWQWISGKGSIGAVVPTGTPAGW	312
(2)	IQQSEVAIIISWGSFANNGPDLRLYFQNGTYISAVSEWVWNRAGHSQGLRSALPPA	314
(3)	IQQSEIAIIISWEG-----PELRLYFQNGTYVSAISEWSWAR-HGSQGLRRALPPAE	310

図3 Family-3 (AAL family) のアミノ酸配列

*Aleuria aurantia*の生産するレクチンAAL (1 : D00573) のアミノ酸配列を基準とし, *Aspergillus fumigatus*のレクチンAFL (2 : Ishimaru et al, SWISS-Prot deposition Q8NJT4), *Aspergillus oryzae*のレクチン (3 : AB072379) および *Melastiza chateri*のレクチンMCL (4 : タンパク質レベルでの部分配列) と比較した. consensusの列は, 三者で同じアミノ酸である事を示しているが, 小文字は同族のアミノ酸が含まれる事を示す.

consensus	MsY I vrvyqt ff vE yang gtw g Lt ggSGtSG Rf GVHNY	
(1)	MTYITISIRVYQTPK-GFFRPVERTNWKYANG-GTWDEVGRGEYVLTMGSGSTSGSLRFVSSDTDESFAVTFGVHNY	74
(2)	MSYTIKVRVFTNPN-AFFRIVEQGVWHYANG-GTWSDKDGVLTLTMGSGSTSGMLRFMTQKGKAEFFIAMGVHNY	74
(3)	MSYTIKVRVYQTNPN-AYFHIVEKGCWHYANG-SQWNEQNGILTLMGSGSTSGMLRFKTEQNKGEFFVAMGVHNY	74
(4)	MSYAIKVRVYQTNPN-AFFRIVEKGVWHYANG-GTWTEQDQALLTIGSGSTSGIIRLQTEQKGKAEFFVAFGVHNY	74
(5)	MSYTTITVQVYQTKTN-AFFHLAESTVFR--NG--TWDEVKGAQVLTIGASGTSGSLRFVA-DTGENFIVTLGVHNY	70
(6)	MSYSITLVRVYQTNDRGYFSIVEKTVWHFANG-GTWSEANGAHTLTQGGSGTSGVLRFLS-TKGERITVAVGVHNY	74
(7)	MSYSIKLRIHQPNIAAGFFSIVESTVWNYANG-GTWSDADGNQTLTMGSGSTSGTLRFMS-DSGERLIVAIGVHNY	74
(8)	MSYTIHLRLINDTSDSL--QLVEQTCWFHGTRWSQIDSTGVVYVLSMNNSGSSGMLRFQNSKGGDYFAVAVGVHNY	74
(9)	-TYKITVRVYQTN-PDAFFHFVEKTVWKYANG-GTWITITDDQHVLTMGSGSTSGTLRFH-ADNGESFATFAGVHNY	72
consensus	KRW Di YY r r G	
(1)	KRWCDIVTNLT-NEQTALVINQEEYG-----VPIRDQARENQLTSYNVANAKGRFAIEYTVTEGDNLKANLIIG	143
(2)	KRWVDIVTGLA-DDVTCVRALPEYYDDKS-----ERARSREARITQSVLNIDRRNISATYSVAEGNNLELNIVIG	144
(3)	KPWVDITITGLG-DDITCVKALPEYYGNAS-----DRTRSRESQRTQITILNIDRRNISATHYKVKEGNNLELDITIG	144
(4)	KPWLDITITGLG-DDITGVRLALPEYYNNSNP-----ERVKSREARQTSQSILNIDHRTIAAHYKVAEGHELELNLVLG	145
(5)	KPWGDIVTKLDPASQTGVVITPEYYETEWGQTQKERVADARWKLSSYEVTRD-GRKYSFNYTVTSNNLKVNVVIG	146
(6)	KRWCDVVTGLK-PDETALVINPQYNNNG-----RDYVREKQLAEYSVTSIAIGTKVEVVYTVAEGNLLEANVIFS	143
(7)	KRWCDIATGLA-PNATGVVVNNGEYNSGK-----RAYMREKQLSQSVTSIPAGTKVAIKYTVADGNCLEADVITIG	143
(8)	KRWCDIQVDTA-DDAPLTKLHPKYDEKD-----AKYKALWAQASEFEAKAKSGKTVIRKIFYQAEQNVLRATVEYV	144
(9)	KRWCDIVTNLA-ADETGVMINEEYYSQKN-----REQARERQLSNYEKVNKAGRNFEIVYTEAEGNNLHADLIIG	141

図4 Family-4 (ABL family) のアミノ酸配列

*Agaricus bisporus*の生産するレクチンABL (1 : U14936) のアミノ酸配列を基準とし, *Pleurotus cornucopiae*の子実体レクチンPCL-F (2 : AB056470), *Gibberella zeae*のレクチンGZL (3 : BU065364), *Arthrobotrys oligospora*のレクチンAOL (4 : X97073), *Podospora anserine*のレクチンPAL (5 : BX088700), *Xerocomus chrysenteron*のレクチンXCL (6 : AF338359), *Paxillus involutus*のレクチンPIL (7 : AY585930), *Neurospora crassa*のレクチンNCL (8 : <http://genomebiology.com/2003/4/6/217>), *Sclerotium rolfii*のレクチンSRL (9)の配列と比較した. consensusの列は, 九者で同じアミノ酸である事を示しているが, 小文字は同族のアミノ酸が含まれる事を示す.

保存されている. 最近, アボトシスをひき起すクロカワ *Boletopsis leucomeales*のレクチンも, その部分アミノ酸配列からこのファミリーに属する事が報告された [40]. 菌類でこれだけ広く見出されているレクチン・ファミリーであるが, 現在のところ菌類以外からは見出されおらず, 菌類にとって何か重要な役割を担っていると考

えられる.

(5) Family-5: CGL Family/Galectin Superfamily

1997年にCooperら [64] により担子菌ネナガノヒトヨタケ *Coprinus cinereus*のレクチンCGLのcDNAがクローニングされ, 全アミノ酸配列が決定された. このレ

Galectin consensus	F L I F F N F I
(1)	MLYHLFVNNQIKLQDDFKAEAVATIRSSVFNSKGGT-----TVFNFLSAGENIL
(2)	Ac-STTSAVNIYNIISAGASVDLAPVTTGDIVTFFSSALNLSAGAGSPNNTALNLLSENGAYL
Galectin consensus	L H F R I V W G E R A P I V F I
(1)	LHISIRPGENAIVFNSRTKGGAWGPPEERVY-YAGKFKGPNFS--ITVLDHGDRFQIL
(2)	LHIAFRLQENVIVFNSRQPNAPWLVEQQRVSNNANQFIGSGGKAMVTVFHDGDKYQVV
Galectin consensus	F Y R I I i g d f a V
(1)	FDNATAIYYTKRIKENAAAIAYSA--ENSLFSSPV-TVDIHGLLPPLPPA
(2)	INEKTVIQYTKQISGTTSSLSYNATEGTSIFSTVVEAVTYTGLA

図5 Family-5 (CGL family) のアミノ酸配列

*Coprinus cinereus*の生産するレクチンCGL(1:U64676)のアミノ酸配列を基準とし、*Agrocybe cylindracea*のレクチンACL(2:タンパク質レベル)の配列と比較した。このFamilyは、動物レクチンの1つGalectinとの相似性を示すことからGalectin Superfamilyに属すると考えられている。consensusの列にはGalectinでの保存配列を示す。

A.

B.

Carbohydrate recognition domain Oligomerization domain
(CRD) (OD)

(1) *Marasmius oreades* subfamily

consensus

DL G S G GW T N H Q W

CRD-1 MSLRRGIYHIENAGVPSAIDLKDGSSSDGTPIVGWQFTPDITNWHQLWLAEPINVA 57

CRD-2 DTFTLCNLFSGTYMDLYNGSSEAGTAVNGWQGTAFITNPHQLWTIKKSSDG 108

CRD-3 TSYKIQNYGSKTFVDLVNGDSSDGAKIAGWTGTWDEGNPHQKWFNFR 155

OD MSVSAAEAQAIAARNPHIHGTYRGYILDGEYLVLPNATFTQIWKDSGLPGSKW
REQIYDCDDFAIAMKAAGVKGWADSWKANGFAIFCGVMLGVNKAGDAAHAYNF
TLTKDHADIVFFEPQNGGYLNDIGYDSYMAFY 293

(2) *Laetiporus sulphureus* subfamily

consensus

y f l t l f R P D q y F

CRD-1 MTDIYIPPEGLYFRLLGFASRQVIFARNSPSPDVGLSPVNDQATDQYFSLIYG 53

CRD-2 TGEHAGLYAIKSKATGKVLFSRRPAEPYVGQIDGGRYPDNWFKIEPG 101

CRD-3 KTYLSKYFRLVQPSGTGTALVSRTHLQPYFWNHPQTEVFDDQYFTFLFE 149

OD DMSIDKIEYDLKGRILSSTPNVLATQTLTENTSSQTQEMSFNLSQTLTQTSTFAY
TAGFTTIAVGTAFAKAGVPIFAETEFKVDISVDNQWNWGEENTFSKTYTATFSVRAG
PGETVKAIVSTVDSGIINVPFTAYLSSKSTGFVETTEGIWRGVSSWDLRHLTSTVTA 315

図6 Family-6 (MOA family) のアミノ酸配列

*Marasmius oreades*のレクチンMOA(1:AY066013)と*Laetiporus sulphureus*のレクチンLSL(2:AB112940)は、タンパク質の構造としては共通してA.に示すように、N末端側半分が糖認識のドメインをなし、C末端側半分はサブユニットの会合に関与するドメインをもつ。しかし、両者の間にはアミノ酸配列上の相同性は低い。そこで、両者はそれぞれB.に示すようにSubfamilyをなすと見なした。それぞれの中で、CRD-1, 2, 3は、糖認識ドメインでの3回の繰り返し配列を、また、ODは、会合ドメインを示す。糖認識ドメイン中のQXW(またはQYF)は、植物のレクチン・ファミリーの1つRicin Familyの共通保存配列であるので、Ricin Superfamilyに属すると考えられている。consensusの列は、各CRD配列での保存残基を示す。

クチンは動物界に広く見出されるレクチンの1つであるGalectinと共通の配列要素をもつ事が報告され、Galectin Superfamilyを形成すると考えられている(図5)。この発見は動物レクチンの進化的な研究に一石を投じることになった。このキノコには2つのレクチン遺伝子が見出され、アミノ酸配列の相同性が83%であり、互いにイソレクチンの関係にあると考えられる。このよ

うなGalectinと共通性を持つレクチンがヤナギマツタケ*Agrocybe cylindracea*からも見いだされた[74]。

(6) Family-6: MOA Family/Ricin Superfamily

2002年にKrugerら[51]により担子菌ハラタケ目キシメジ科に属するシバフタケ*Marasmius oreades*のレクチンMOAのcDNAがクローニングされ、全アミノ酸配

図7 Family-7 (PCL-M family) のアミノ酸配列

Jacalin consensus		G G G	
GFL-1	MLSVGTTTITQTSLIGGSTPGTAFNDAMAENWPAEMMIDLKHPIVEMRFRCGWIIDGFSVT		60
Jacalin consensus			G
GFL-2	YRLTNGQTRVKVHGSAPTGSTDTTGMMVLNLDYENVVAVFGRAGRQSYYNRNMINSMGLV		120
Jacalin consensus	TN	GP G F GF	
GFL-3	IFDSAKASMRIVGPFGENGNSSNNGEFFYTDPPIAFAGYSTDGPDNLGLCGISFIKNDSVSO		181

*Griofola frodosa*のレクチンGFLのアミノ酸配列(AB188240)を基準とするが、現在のところメンバーは1つだけである。この配列は植物のレクチン・ファミリーの1つJacalin familyの共通保存配列をもつので、Jacalin Superfamilyに属すと考えられている。consensusの列には、Jacalin-related lectin familyでの保存残基を示す。

2004年に、Sumisaら [59] により担子菌タモギタケ

*Pleurotus cornucopiae*の菌糸塊レクチンPCL-MのcDNAがクローニングされ、全アミノ酸配列が決定された。このファミリーはPCL-Mを基準とするが今のところメンバーはPCL-M1つだけである。このレクチンはタモギタケの菌糸塊で特異的に発現するレクチンであること (mycelial aggregate-specific lectin) の意味を込めてPCL-Mと命名された。このレクチンはアミノ酸340残基からなるが、他に33残基のシグナル配列をもつ。このレクチンのN末端側半分とC末端側半分のアミノ酸配列には相同性が見られる (図7)。活性型のPCL-Mは6—8個のサブユニットがS-S結合によって環状のオリゴマーを形成していると予想されている。また、活性の発現にはCaイオンを必要とする。

(8) Family-8: GFL Family/Jacalin Superfamily

2005年に、Nagataら [31] により担子菌ヒダナシタケ目に属するマイタケ *Grifola frondosa* のレクチンGFLのcDNAがクローニングされ、全アミノ酸配列が決定された。このファミリーも現在のところメンバーはGFL 1つである。このレクチンはアミノ酸181残基からなるが、その中に植物に見出されたJacalin近縁レクチンと相同性の高い配列を含む事が明らかにされたので、Jacalin Superfamilyに属すると考えられる (図8)。

以上が、基準となるレクチンの全アミノ酸配列が解明されたファミリーである。

(9) 部分アミノ酸配列から推定されるレクチン・ファミリー候補について

次に、基準となるレクチンのアミノ酸配列が部分的にしか解明されていないが、その情報に基づく限り独立のファミリーを形成しうると考えられるものについて述べる。

(9-1) Family-C1: PAA Family

1991年にKawagishiら [69] により担子菌ハラタケ目モエギタケ科に属するヌメリスギタケモドキ *Pholiota aurivella* のレクチンPAAのN末端10残基のアミノ酸配列が報告された。

(9-2) Family-C2: APL Family

1996年にZhuangら [66] により担子菌ハラタケ目に属するテングタケ *Amanitia pantherina* のレクチンAPLのN末端10残基のアミノ酸配列が決定された。

(9-3) Family-C3: POL Family

2000年にWangら [62] により担子菌ハラタケ目に属するヒラタケ *Pleurotus ostreatus* のレクチンPOLのN末端25残基のアミノ酸配列が報告された。

(1) Family-C1: *Pholiota aurivella*

1 YSVTTTPNSVKGGTNQG 16

(2) Family-C2: *Amanitia Pantherina*

1 IFAVGETQGE 10

(3) Family-C3: *Pleurotus ostreatus*

1 ATAKIKATPAQPQQFQPAALNAAK 25

(4) Family-C4: *Ciborinia camelliae*

1 VFTGRGTYDIVPFQAPTILNAN 21

(5) Family-C5: *Rhizopus stolonifer*

1 IDPVNVKKLQCDGDTYKCTADLDFGDGR 28

(6) Family-C6: *Agrocybe aegerita*

1 QGVNIYNI 8

図9 Family候補のアミノ酸配列

N末端5残基以上の部分配列が判明し、配列が新規と考えられるものを、今後、新ファミリーを形成しうる候補 (candidates) と見なした。数字は決定された残基数を示す。

- (1) *Pholiota aurivella* のレクチンの部分アミノ酸配列
- (2) *Amanitia pantherina* のレクチンの部分アミノ酸配列
- (3) *Pleurotus ostreatus* のレクチンの部分アミノ酸配列
- (4) *Ciborinia camelliae* のレクチンの部分アミノ酸配列
- (5) *Rhizopus stolonifer* のレクチンの部分アミノ酸配列
- (6) *Agrocybe aegerita* のレクチンの部分アミノ酸配列

(9-4) Family-C4: CCL Family

2002年にOttaら [21] により子囊菌に属するツバキキンカクチャワシタケ *Ciborinia camelliae* のレクチンCCLのN末端アミノ酸配列20残基が報告された。

(9-5) Family-C5: RSL Family

2003年にOdaら [15] により接合菌に属する *Rhizopus stolonifer* のレクチンRSLのサブユニットを構成する40残基のアミノ酸の内28残基の配列が決定された。このレクチンの活性型は六量体を形成する。この配列はAAL Familyとの相同性は見出されていないが、このレクチンが α -1,6結合したフコースに対して特異性をもつ事と、六量体として活性を示す点はAAL Familyのレクチンとの共通性が高いので、立体構造等が明らかにされると、このファミリーに組み込まれる可能性が高いのではないかと筆者は考えている。

(9-6) Family-C6: AAA Family

2003年にZhaoら [72] により担子菌ハラタケ目に属するオキナタケ *Agrocybe aegerita* のレクチンのN末端8残基のアミノ酸配列が報告された。

以上述べたように、菌類のレクチンは現在のところ8つのファミリーと6つのファミリー候補にグループ分けする事ができた。これらのレクチン・ファミリーを整理して注目すべき点を以下に列記する。

- 1) Family-5 (CGL Family) のように、キノコのレクチンでありながら動物レクチンであるガレクチンと相同性をもつものが存在する。また、Family-6 (MOA Family) やFamily-8 (GFL Family) のように、植物起原のレクチンであるRicinやJacalinとそれぞれ相同性をもつレクチンが見出された。また、MOAやLSLは細菌由来の毒素タンパク質とアミノ酸配列の相同性が認められており、レクチンの起原を考える上で興味深い。
- 2) Family-4 (ABL Family) のレクチンは、属するメンバーが9種に及び、その分布が広い事を伺わせるが、現在のところ菌類以外からは見出されておらず、菌類特異的なレクチンと考えられる。但し、菌類の中では分類学的には担子菌と子囊菌にまたがっており、門レベルで異なるキノコが含まれている。また、Family-2 (LZ-8 Family) やFamily-6 (MOA Family) にも目レベルで異なるものが含まれており、相似したレクチンの分布が菌類の分類上の広い範囲で見られる。
- 3) Family-3 (AAL Family) のメンバーは、菌類では現在のところ子囊菌に限られている。しかし、アミノ酸配列やサブユニットのドメインの構造から見ると、Family候補C-5とした接合菌*Rhizopus stolonifer*のレクチンや植物病原細菌*Ralstonia solanacearum*のレクチンとの類似性が見られ、今後の研究が待たれる。
- 4) 担子菌ハラタケ目に属するキノコの生産するレクチンが、Family-2, 4, 5, 6, 7の5つのファミリーに分れていることも、今後レクチンの生理機能を探るうえで考慮すべきことかも知れない。

4. 菌類レクチンの立体構造

最近、菌類のレクチンも立体構造が明らかにされる例が増え、構造と機能の関係をj知る上で貢献している。

2003年にFamily-2に属するエノキタケのレクチンの立体構造が決定された(図10)。このレクチンは、N末端に α -ヘリックスをもち、続いてフィブロンectin III様の構造をもつ[90]。図は α -ヘリックスを介して2つのサブユニットが会合している様子を示している。

Family-3に属するAALの結晶は我々のグループにより得られていた[91]が、立体構造は2003年に、我々のグループ[92]とフランスのグループ[93]により同時に解明された。図11に示すように、6枚の羽をもつ β -プロペラ構造であると判明した。その結果、一次構造上の6回の繰り返し単位が高次構造に見られる羽1枚に相当している事が明らかになった。アミノ酸配列の相似性から、このファミリーの他のレクチンも同様の高次構造

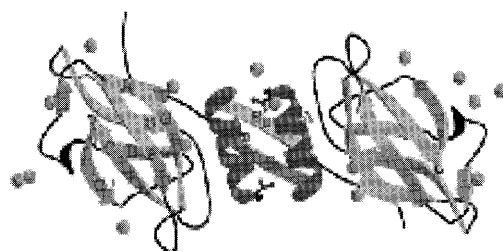


図10 FIP-fveの立体構造

Paaventhath *et al.*, J. Mol. Biol., 332, 461 (2003) より引用。モノマーは“N-Terminal α -helix followed by a fibronectin III (FNIII)-type fold”の構造を示し、活性型は図に示すように二量体である。



図11 AALの立体構造

Fujihashi *et al.*, Biochemistry, 42, 11093 (2003) より引用。“6枚の羽をもつ β -プロペラ構造”である(PDB code 1IUC)。

をもつと推定される。糖結合部位は羽と羽の間に存在するので、理論的には6ヶ所となるが、第1の羽と第6の羽の間はこのタンパク質のN末端とC末端があつて糖結合部位とはなっていない。従つて、AALにはサブユニット当り5ヶ所の糖結合部位が存在する事になるが、AALへの部位特異的変異の導入による研究から、部位3と5は血球凝集反応には寄与していない事が示された[94]。

ごく最近、Family-4に属するレクチンであるXCL[95]およびABL[96]の立体構造が相次いで解明された(図12)。これらのレクチンの構造は、アクチノポリンと呼ばれる細胞膜に穴をあける毒素タンパク質と似ていることが判明した。

Family-5に属するCGLはアミノ酸配列からGalectinと

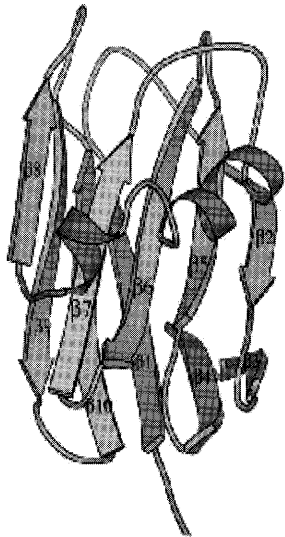


図12 XCLの立体構造

Birck *et al.*, J. Mol. Biol., 344, 1409 (2004) より引用.
“Actinoporinと良く似た構造”である (PDB code 1XIO).

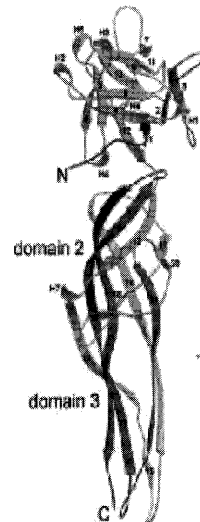


図14 LSLの立体構造

Mancheno *et al.*, J. Biol. Chem., 280, 17251 (2005) より引用.
図の上部のN末端側の糖結合部位は“ β -trefoil scaffold”の構造をもち、Ricinと似ている。下部のC末端側は、“ β -pore-forming toxin”と似た構造をもつ (PDBcode 1W3A).

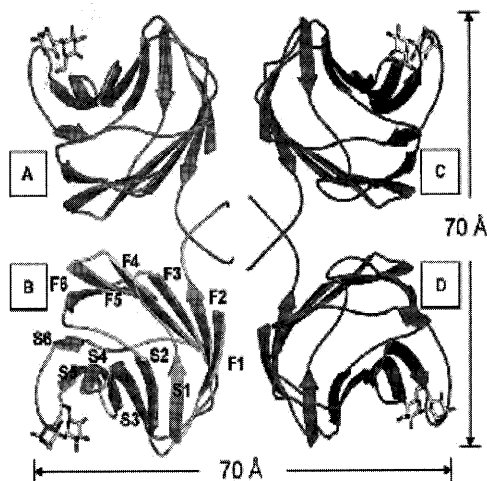


図13 CGLの立体構造

Walser *et al.*, Structure, 12, 689 (2004) より引用.
CGLモノマーは、“two antiparallel β -sheets composed of six strands each”の構造をもち、活性型は図に示すように四量体である (PDB code 1UL9).

似ていることが判明していたが、立体構造 [97] 上も Galectinと似ている事が判明した (図13)。6本の逆平行の β -ストランドからなる2面の β -シートでサブユニットが構成されている。

Family-6に属するMOAとLSLのN末端側は、アミノ酸配列からRicinと似るとされているが、LSLは立体構造 [98] 上も糖結合部位の部分はRicinと似ている事が判明している (図14)。

Family-8に属するGFLはJacalin近縁のレクチンであるキクイモのレクチンと似ている事が判明した [31]。キクイモ・レクチンの立体構造は4本の β -ストランド

からなる3枚の β -シートでできた3回対称 β -プリズム構造であると判明しているの、GFLの立体構造もそれと似たものと予測する。

このように、菌類のレクチンも一次および高次の構造が明らかにされて来たので、その生理作用についても踏み込んだ推定が可能になった。

5. 菌類レクチンの機能とそれに基づくレクチンの分類と応用

キノコにおけるレクチンの生理機能に関しては、つい最近迄は明確な証拠がないまま色々な可能性が論じられて来た [99]。筆者はレクチンの作用を考える時、表2に示すように、その作用がレクチンを生産している生物自身に向けられる場合と、その生物以外に向けられるものとに分ける事を提案した [100]。

菌類は真核生物であり、その生活環に無性世代と有性世代をもつ。酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) では、無性世代の2種の細胞が接合して有性世代の細胞をつくり出す、その時、接合を促すフェロモンと共に細胞特異的な“agglutinin”が関与する事が知られている [101]。キノコは接合によって生じた有性世代の菌糸から細胞分化によって子実体を形成する。この過程にレクチンが関与する可能性がタモギタケの子実体形成とレクチンの消長に関する研究から示唆された [58]。このようにレクチンを生産している生物自身の分化などに係わるものを「内務型レクチン (domestic lectins)」と呼ぶ。

一方、レクチンの中には自分以外の生物に対し作用す

表2 レクチンの機能に基づく分類

機能による分類	作用の対象	予想される役割	菌類レクチンの例
内務型レクチン	自己に対して作用	形態形成 など	PCL-M
外務型レクチン	非自己に対して作用	生体防御 など	AAL, XCL, PCL-M

るものが広く知られており、これを「外務型レクチン (foreign lectins)」と呼ぶ。レクチン発見のエピソードを振り返って見ると、植物由来のレクチン (Ricin) が、哺乳動物の血球細胞を凝集する、即ち、ここで言う外務型の作用であった事が判る。第1節で述べたように、過去におけるレクチンの生理作用の大半は動物細胞に対する植物レクチンの作用であった。これらの作用は大変興味深く、血液学や免疫学の発展に大きな貢献をし、現在も動物細胞における糖鎖の重要性を明らかにする研究へと発展している。しかし、これらの作用は、言わば人為的な条件下で起こる事であり、自然界でのレクチンの作用としては稀な例ではないかと考えられる。

近年、レクチンの自然界における生理作用の明確な事例が報告された。菌類のレクチンでもキッコウアワタケのレクチンXCLがある種の昆虫に対し明確な殺虫作用をもつ事が示された [77]。XCLは立体構造の解明から、その作用が細胞膜に穴をあける毒素アクチノポリンと同様である事が明らかにされた [95]。XCLは菌類に広く見出されているFamily-4に属するレクチンであるので、このグループのレクチンがXCLに似た作用をもつ事、従って、菌類レクチンにおいてはこのような作用が多い事が予想される。また、Family-6に属するシバフタケのレクチンMOAおよびマスタケのレクチンLSLは、共に細菌毒素と高い相同性をもち [34, 51]、細胞毒性の強いレクチンとして知られるRicin Superfamilyに属する。

Family-3のヒイロチャワタケのレクチンAALは、子実体のみならず、培養菌糸でもAALを生産し、一部を菌体外に分泌している事が知られている [102]。最近、*Mucor*属のカビの細胞表面に結合し、細胞破壊へ導く事が明らかにされた [103]。Family-8のマイタケのレクチンGFLは、Jacalin Superfamilyに属する事が判明した [31] が、Jacalinおよびその近縁レクチンは、植物では自己防御に働いている事が知られており、キノコにとってもそのような役割を果たしている事が予想される。

以上述べたように、キノコのレクチンの作用は大きく2つに分けられるが、現在迄に明らかにされた知見は、自分以外の生物に対して作用して自分を守るために働いている、いわゆる外務型のレクチンが多い事を示している。これは抗体をもたない菌類や植物において、自己防

衛の機構としてレクチンが広く働いている可能性を示している。

このような外務型のレクチンは、これをヒトの立場から応用すれば、いわゆる生物農薬としての利用が考えられる [104]。この場合、該当するレクチンの遺伝子を目的的植物に導入して用いる場合と、該当するレクチンを大量調製して、タンパク質レベルで添加する場合が考えられ、目的に応じて使い分ける事が期待される。後者の利用のために、単離したcDNAを適当なベクターに組み込んで、酵母や大腸菌などの宿主細胞に導入し、発現させることにより大量のレクチンを得る試みがなされている [105-107]。

謝 辞

本総説は、筆者が分子生体機能学研究室に在任した間になされた研究を基礎に、関連する文献を收集整理して菌類のレクチンに対する筆者の考えをまとめたものです。当研究室でレクチンの研究に携わって頂いた方々に感謝致します。また、一連の研究を支援するための奨学寄付金を頂きました、(株)ニチレイ、ヒゲタ醤油(株)および(株)雪国まいたけの各社に御礼申し上げます。

摘 要

菌類が生産する赤血球凝集素 (レクチン) に関し、その分布、構造および機能についてまとめ、それに基づいた菌類レクチンの新しい分類基準を提案した。分布については、菌類界の10の門の内、5門に属する生物についてレクチンに関する報告があった。最も多く報告されているのは担子菌門の生物であった。最近の遺伝子クローニングの進歩により、菌類のレクチンにも全アミノ酸配列の判明したものが多くなり、その情報に基づいてレクチンを8つのファミリーと6つのファミリー候補群に分類する事ができた。レクチンを生産している生物にとって、レクチンがもつ生理的役割は未だ解明は不十分であるが、筆者はこれを大きく2つに分け、自己に作用する内務型レクチンと非自己に作用する外務型レクチンに分類する事を提案し、自然界におけるそのような事例について解説し、応用の可能性について論じた。

引用文献

- [1] Sharon, N., and Lis, H. (2003): *In* Lectins, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 33-62.
- [2] Ford, W.W. (1907): On the presence of hemolytic substances in edible fungi. *J. Infect. Disease*, 4, 434-439.
- [3] Rosen, S.D. and True, D.D. (1989) Chap. 18, Lectins from the cellular slime molds (pp. 359-392), B. Nordbring-Hertz and I. Chat, Chap. 19, Fungal lectins and agglutinins (pp. 394-408), *In* Microbial lectins and agglutinins: Properties and biological activity. Ed. D. Mirelman, John Wiley & Sons, Inc., New York.
- [4] 河岸洋和 (1989): レクチン, 日本農芸化学会誌 63, 866-868.
- [5] Guillot, J. and Konska, G. (1997): Lectins in higher fungi. *Biochemical Systematics and Ecology*, 25, 203-230.
- [6] Wang, H., Hg, T.B. and Ooi, V.E.C. (1998): Lectins from mushrooms. *Mycol. Res.*, 102, 897-906.
- [7] 長田嘉穂 (2002): キノコのレクチン, pp. 161-169, 「キノコとカビの基礎科学とバイオ技術」(宍戸和夫編著) アイピーシー
- [8] Frazier, W.A., Rosen, S.D., Reitherman, R.W. and Barondes S.H. (1975): Purification and comparison of two developmentally regulated lectins from *Dictyostelium discoideum*. Discoidin I and II. *J. Biol. Chem.*, 250, 7714-7721.
- [9] Poole, S., Firtel, R.A., and Lamar, E. (1981): Sequence and expression of the discoidin I gene family in *Dictyostelium discoideum*. *J. Mol. Biol.*, 153, 273-289.
- [10] Fukuzawa, M. and Ochiai, H. (1996): Molecular cloning and characterization of the cDNA for discoidin II of *Dictyostelium discoideum*. *Plant Cell Physiol.* 37, 505-514.
- [11] Cooper, D.N. and Barodes S.H. (1981): Isolectins from *Dictyostelium purpureum*. Purification and characterization of seven functionally distinct forms. *J. Biol. Chem.*, 256, 5046-5051.
- [12] Rosen, S.D., Kaur, J., Clark, D.L., Pardos B.T. and Frazier, W.A. (1979): Purification and characterization of multiple species (isolectins) of a slime mold lectin implicated in intracellular adhesion. *J. Biol. Chem.*, 254, 9408-9415.
- [13] Ishikawa, F., Oishi, K. and Aida, K. (1979): Chitin-binding hemagglutinin produced by *Conidiobolus* strains. *Appl. Environ. Microbiol.*, 37, 1110-1112.
- [14] Ishikawa, F., Oishi, K. and Aida, K. (1981): Purification and some properties of chitin-binding hemagglutinin from *Conidiobolus lamprauges*. *Agric. Biol. Chem.*, 45, 557-564.
- [15] Oda, Y., Senaha, T., Matsuno, Y., Nakajima, K., Naka, R., Kinoshita, M., Honda, E., Furuta, I. and Kakehi, K. (2003): A new fungal lectin recognizing $\alpha(1-6)$ -linked fucose in the N-glycan. *J. Biol. Chem.*, 278, 32439-32447.
- [16] Prick, C., and Diekmann, H. (1979): A chitin-binding lectin in *Neurospora crassa*. *FEMS Microbiol. Lett.* 6, 427-429.
- [17] Ishikawa, F., and Oishi, K. (1989): Production, purification, and characterization of *Neurospora sitophila* lectin. *Agric. Biol. Chem.*, 53, 1769-1776.
- [18] Rosen, S., Ek, B., Rask, L., and Tunlid, A. (1992): Purification and characterization of a surface lectin from the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *J. Gen. Microbiol.*, 138, 2663-2672.
- [19] Rosen, S., Kata, M., Persson, Y., Lipnunas, P.H., Wikstrom, M., Van Den Hondel, C.A.M. J.J., Van Den Brink, J.M., Rask, L., Heden, L. and Tunlid, A. (1996): Molecular characterization of a saline-soluble lectin from a parasitic fungus. Extensive sequence similarities between fungal lectins. *Eur. J. Biochem.*, 238, 822-829.
- [20] Rosen, S., Bergstrom, J., Karlsson, K. and Tunlid, A. (1996): A multispecific saline-soluble lectin from parasitic fungus *Arthrobotrys oligospora*: Similarities in the binding specificities compared with a lectin from the mushroom *Agaricus bisporus*. *Eur. J. Biochem.*, 238, 830-837.
- [21] Otta, Y., Amano, K., Nishiyama, K., Ando, A., Ogawa, S. and Nagata, Y. (2002): Purification and properties of a lectin from ascomycete mushroom, *Ciborinia camelliae*. *Phytochemistry*, 60, 103-107.
- [22] Kellens, J.T.C., Goldstein, I.J. and Peumans, W.J. (1992): Lectins in different members of the Sclerotiniaceae. *Mycol. Res.*, 96, 495-502.
- [23] Kochibe, N. and Furukawa, K. (1980) Purification and properties of a novel fucose-specific hemagglutinin of *Aleuria aurantia*. *Biochemistry*, 19, 2841-2846.
- [24] Fukumori, F., Takeuchi, N., Hagiwara, T., Ito, K., Kochibe, N., Kobata, A. and Nagata, Y. (1989): Cloning and expression of a functional fucose-specific lectin from an orange peel mushroom, *Aleuria aurantia*.

- FEBS Lett., 250, 153–156.
- [25] Fukumori, F., Takeuchi, N., Hagiwara, T., Ohbayashi, H., Endo, T., Kochibe, N., Nagata, Y. and Kobata, A. (1990): Primary structure of a fucose-specific lectin obtained from a mushroom, *Aleuria aurantia*. J. Biochem., 107, 190–196.
 - [26] Ogawa, S., Otta, Y., Ando, A. and Nagata, Y. (2001): A lectin from an ascomycete mushroom, *Melastiza chateri*: No synthesis of the lectin in mycelial isolate. Biosci. Biotechnol. Biochem., 65, 686–689.
 - [27] Antonyuk, V.A. (1997): Purification and partial characterization of L-fucose-specific lectin from fruit bodies of *Peziza badia* Merat. Biochemistry (Moscow) 62, 841–844.
 - [28] Yagi, F. and Tadera, K. (1988) Purification and characterization of lectin from *Auricularia polytricha*. Agric. Biol. Chem., 52, 2077–2079.
 - [29] Horejsi, V. and Kocourek, J. (1978): Studies on lectins. XXXVI. Properties of some lectins prepared by affinity chromatography on O-glycosyl polyacrylamide gels. Biochim. Biophys. Acta, 538, 299–315.
 - [30] Kawagishi, H., Nomura, A., Mizuno, T., Kimura, A. and Chiba, S. (1990): Isolation and characterization of a lectin from *Grifola frondosa* fruiting bodies. Biochim. Biophys. Acta, 1034, 247–252.
 - [31] Nagata, Y., Yamashita, M., Honda, H., Akabane, J., Uehara, K., Saito, A., Sumisa, F., Nishibori, K. and Oodaira, Y. (2005): Characterization, occurrence and molecular cloning of a lectin from *Grifola frondosa*: jacalin-related lectin of fungal origin. Biosci. Biotechnol. Biochem., 69, 351–358 (2005).
 - [32] Kawagishi, H. and Mizuno, T. (1988): Purification and properties of β -galactosyl-specific lectin from the fruiting bodies of *Ischnoderma resinous*. FEBS Lett., 227, 99–102.
 - [33] Konska, G., Guillot, G., Dusser, M., Damez, M. and Bottom, B. (1994): Isolation and characterization of an N-acetyllactosamine-binding lectin from the mushroom *Laetiporus sulfureus*. J. Biochem., 116, 519–523.
 - [34] Tateno, H., and Goldstein, I.J. (2003): Molecular cloning, expression, and characterization of novel hemolytic lectins from the mushroom *Laetiporus sulphureus*, which show homology to bacterial toxins. J. Biol. Chem., 278, 40455–40463.
 - [35] Mo, H., Winter, H.C., and Goldstein, I.J. (2000): Purification and characterization of a Neu5Ac α 2–6Gal β 1–4Glc/GlcNAc-specific lectin from the fruiting body of the polypore mushroom *Polyporus squamosus*. J. Biol. Chem., 275, 10623–10629.
 - [36] Kino, K., Yamashita, A., Yamaoka, K., Watanabe, J., Tanaka, S., Ko, K., Shimizu, K. and Tsunoo, H. (1989): Isolation and characterization of a new immunomodulatory protein Ling-Zhi-8 (LZ-8), from *Ganoderma lucidum*. J. Biol. Chem., 264, 472–478.
 - [37] Tanaka, S., Ko, K., Kino, K., Tsuchiya, K., Yamashita, A., Murashige, A., Sakuma, S. and Tsunoo, H. (1989): Complete amino acid sequence of an immunomodulatory protein, ling zhi-8 (LZ-8). An immunomodulator from a fungus, *Ganoderma lucidum*, having similarity to immunoglobulin variable regions. J. Biol. Chem., 264, 16372–16377.
 - [38] Kawagishi, H., Mori, H., Uno, A., Kimura, A. and Chiba, S. (1994): A sialic acid-binding lectin from the mushroom *Hericium erinaceum*. FEBS Lett., 340, 56–58.
 - [39] Kawagishi, H., Takagi, J., Taira, T., Murata, T., and Usui, T. (2001): Purification and characterization of a lectin from the mushroom *Mycleptodonoides aitchisonii*. Phytochemistry, 56, 53–58.
 - [40] Koyama, Y., Katsuno, Y., Miyoshi, N., Hayakawa, S., Mita, T., Muto, H., Isemura, S., Aoyagi, Y., and Isemura, M. (2002): Apoptosis induction by lectin isolated from the mushroom *Boletopsis leucomelas* in U 937 cells. Biosci. Biotechnol. Biochem., 66, 784–789.
 - [41] Presant, C.A. and Kornfeld, S. (1972): Characterization of the cell surface receptor for the *Agaricus bisporus* hemagglutinin. J. Biol. Chem., 247, 6937–6945.
 - [42] Sueyoshi, S., Tsuji, T. and Osawa, T. (1985): Purification and characterization of four isolectins of mushroom (*Agaricus bispourus*). Biol. Chem. Hoppe-Seyler, 366, 213–221.
 - [43] Kawagishi, H., Nomura, A., Yumen, T., Mizuno, T., Hagiwara, T. and Nakamura, T. (1988): Isolation and properties of a lectin from fruiting bodies of *Agaricus blazei*. Carbohydr. Res., 183, 150–154.
 - [44] Sage, H.J. and Vazquez, J.J. (1967): Studies on a hemagglutinin from the mushroom *Agaricus campestris*. J. Biol. Chem., 242, 120–125.
 - [45] Sage, H.J. and Connnett, S.L. (1969): Studies on a hemagglutinin from the meadow mushroom. II. Purification, composition, and structure of *Agaricus campestris* hemagglutinin. J. Biol. Chem., 244, 4713–4719.
 - [46] Eifler, R. and Ziska, P. (1980): The lectins from *Agaricus edulis*. Isolation and characterization. Experientia,

- 36, 1285-1286.
- [47] Tsuda, M. (1979): Purification and characterization of a lectin from the mushroom *Flammulina velutipes*. J. Biochem., 86, 1463-1468.
- [48] Yatohgo, T., Nakata, M., Tsumuraya, Y., Hashimoto, Y., and Yamamoto, S. (1988): Purification and properties of a lectin from the fruitbodies of *Flammulina velutipes*. Agric. Biol. Chem., 52, 1485-1493.
- [49] Ko, J-L., Hsu, C-L., Lin, R-H., Kao, C-L. and Lin, J-Y. (1995): A new fungal immunomodulatory protein, FIP-fve isolated from the edible mushroom, *Flammulina velutipes* and its complete amino acid sequence. Eur. J. Biochem., 228, 244-249.
- [50] Guillot, J., Genaud, L., Guegnot, J. and Damez, M. (1983): Purification and properties of two hemagglutinins of the mushroom *Laccaria amethystina*. Biochemistry, 22, 5365-5369.
- [51] Kruger, R.P., Winter, H.C., Simmon-Leff, N., Stuckey, J.A., Goldstein, I.J., and Dixon, J.E. (2002): Cloning, expression, and characterization of the Gal α 1,3Gal high affinity lectin from the mushroom *Marasmius oreades*. J. Biol. Chem., 277, 15002-15005.
- [52] Winter, H.C., Mostafapour, K., and Goldstein, I.J. (2002): The mushroom *Marasmius oreades* lectin is a blood group type B agglutinin that recognizes the Gal α 1,3Gal and Gal α 1,3Gal β 1,4GlcNAc porcine xenotransplantation epitopes with high affinity. J. Biol. Chem., 277, 14996-15001.
- [53] Wang, H.X., Ng, T.B., Ooi, V.E. C., Liu, W.K., and Chang, S.T. (1997): Action of lectins from the mushroom *Tricholoma mongolicum* on macrophages, splenocytes and life-span in sarcoma-bearing mice. Anti-cancer Res., 17, 415-420.
- [54] Wang, H.X., Ng, T.B. and Ooi, V.E.C. (1998): Lectin activity in fruiting bodies of the edible mushroom *Tricholoma mongolicum*. Biochemistry and Molecular Biology International, 44, 135-141.
- [55] Kaneko, T., Oguri, S., Kato, S. and Nagata, Y. (1993): Developmental appearance of lectin during fruit body formation in *Pleurotus cornucopiae*. J. Gen. Appl. Microbiol., 39, 83-90.
- [56] Yoshida, M., Kato, S., Oguri, S. and Nagata, Y. (1994): Purification and properties of lectins from a mushroom, *Pleurotus cornucopiae*. Biosci. Biotechnol. Biochem., 58, 498-601.
- [57] Iijima, N., Yoshino, H., Lim, C-T., Ando, A., Watanabe, K. and Nagata, Y. (2002): Two genes encoding fruit body lectins of *Pleurotus cornucopiae*: Sequence similarity with the lectin of a nematode-trapping fungus. Biosci. Biotechnol. Biochem., 66, 2083-2089.
- [58] Oguri, S., Ando, A. and Nagata, Y. (1996): A novel developmental stage-specific lectin of the Basidiomycete *Pleurotus cornucopiae*. J. Bacteriol., 178, 5692-5698.
- [59] Sumisa, F., Ichijo, N., Yamaguchi, H., Nakatsumi, H., Ando, A., Iijima, N., Oguri, S., Uehara, K. and Nagata, Y. (2004): Molecular structure of mycelial aggregate-specific lectin of *Pleurotus cornucopiae*. J. Biosci. Bioeng., 98, 257-262.
- [60] Conrad, F. and Rudiger, H. (1994): The lectin from *Pleurotus ostreatus*: Purification, characterization and interaction with a phosphatase. Phytochemistry, 36, 277-283.
- [61] Kawagishi, H., Suzuki, H., Watanabe, H., Nakamura, H., Sekiguchi, T., Murata, T., Usui, T., Suguyama, K., Saganuma, H., Inakuma, T., Ito, K., Hashimoto, Y., Ohnishi-Kameyama, M., and Nagata, T. (2000): A lectin from an edible mushroom *Pleurotus ostreatus* as a food intake-suppressing substance. Biochim. Biophys. Acta, 1474, 299-308.
- [62] Wang, H., Gao, J., and Ng, T.B. (2000): A new lectin with highly potent antihepatoma and antisarcoma activities from the oyster mushroom *Pleurotus ostreatus*. Biochem. Biophys. Res. Commun., 275, 810-816.
- [63] Jeune, K.H., Moon, L.J., Kim, M.K. and Chung, S.R. (1900): Studies on lectins from Korean higher fungi. IV. A mitogenic lectin from the mushroom *Lentinula edodes*. Planta Med. 56, 592.
- [64] Cooper, D.N.W., Boulianne, R.P., Charlton, S., Farrell, E.M., Sucher, A. and Lu, B.C. (1997): Fungal galectins, sequence and specificity of two isolectins from *Coprinus cinereus*. J. Biol. Chem., 272, 1514-1521.
- [65] Kochibe, N. and Matta, K.L. (1989): Purification and properties of an N-acetylglucosamine-specific lectin from *Psathyrella velutina* mushroom. J. Biol. Chem., 264, 173-177.
- [66] Zhuang, C., Murata, T., Usui, T., Kawagishi, H., and Kobayashi, K. (1996): Purification and characterization of a lectin from the toxic mushroom *Amanita pantherina*. Biochim. Biophys. Acta, 1291, 40-44.
- [67] Lin, J-Y. and Chou, T-Z. (1984): Isolation and characterization of a lectin from edible mushroom, *Volvariella volvacea*. J. Biochem., 96, 35-40.
- [68] Hsu, H-C., Hsu, C-L., Lin, R-H., Kao, C-L. and Lin, J-

- Y. (1997): Fip-vvo, a new fungal immunomodulatory protein, isolated from *Volvariella volvacea*. *Biochem. J.*, 323, 557-565.
- [69] Kawagishi, H., Abe, Y., Nagata, T., Kimura, A. and Chiba, S. (1991): A lectin from the mushroom *Pholiota aurivella*. *Agric. Biol. Chem.*, 55, 2485-2489.
- [70] Musilek, M., Ticha, M., Volc, J. and Kocourek, J. (1990): Studies on lectins. LXXI. Lectins in mycelial cultures of *Kuehneromyces mutabilis*, *Pholiota squarrosa*, and *Flammulina velutipes*. In *Lectins, Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry*, Vol. 7 (Kocourek, J. and Freed, D.L.J., eds), pp. 53-56. Sigma Chemical Company, St Louts.
- [71] Hernandez, E., Ortiz, R., Lopez, F., Masso, F., Montano, L.F., Martinage, A. and Zenteno, E. (1993): Purification and characterization of a galactose-specific lectin from *Psilocybe barrera*. *Phytochemistry*, 32, 1209-1211.
- [72] Zhao, C., Sun, H., Tong, X., and Qi, Y. (2003): An anti-tumor lectin from the edible mushroom *Agrocybe aegerita*. *Biochem. J.*, 374, 321-327.
- [73] Yagi, F., Miyamoto, M., Abe, T., Minami, T., Tadera, K., Goldstein, I.J. (1997): Purification and carbohydrate-binding specificity of *Agrocybe cylindracea* lectin. *Glycoconjugate J.*, 14, 281-288.
- [74] Yagi, F., Hiroshima, H., and Kodama, S. (2001): *Agrocybe cylindracea* lectin is a member of the galectin family. *Glycoconjugate J.*, 18, 745-749.
- [75] Licastro, F., Morini, M.C., Kretz, O., Dirheimer, G., Creppy, E.E. and Stirpe, F. (1993): Mitogenic activity and immunological properties of boletanine, a lectin isolated from the mushroom *Boletus satanas* Lenz. *Int. J. Biochem.*, 25, 789-792.
- [76] Sychrova, H., Ticha, M. and Kocourek, J. (1985): Studies on lectins. LIX. Isolation and properties of lectins from fruiting bodies of *Xerocomus chrysenteron* and *Lactarius ligyotus*. *Can. J. Biochem. Cell Biol.*, 63, 700-704.
- [77] Trigueros, V., Lougarre, A., Ali-Ahmed, D., Rahbe, Y., Guillot, J., Chavant, L., Fournier, D., and Paquereau, L. (2003): *Xerocomus chrysenteron* lectin: identification of a new pesticidal protein. *Biochim. Biophys. Acta*, 1621, 292-298.
- [78] Guillot, J., Giollant, M., Damez, M. and Dusser, M. (1991): Isolation and characterization of a lectin from mushroom, *Lactarius deliciosus*. *J. Biochem.*, 109, 840-845.
- [79] Giollant, M., Guillot, J., Damez, M., Dusser, M., Didier, P. and Didier, E. (1993): Characterization of a lectin from *Lactarius deterrimus*. Research of the possible involvement of the fungal lectin in recognition between mushroom and spruce during the early stages of mycorrhizae formation. *Plant Physiol.*, 101, 513-522.
- [80] Entlicher, G., Jesenska, K., Jarosova-Dellova, L., Jarnik, M. and Kocourek, J. (1985): Studies on lectins. LXIII. Isolation and characterization of a lectin from the stinkhorn mushroom *Phallus impudicus* L. ex Pers. In *Lectins, Biology, Biochemistry, Clinical Biochemistry*, Vol. 4 (Bog-Hansen, T.C. and Breborowicz, J., eds), pp. 491-503. Walter de Gruyter, Berlin.
- [81] Fujita, Y., Oishi, K. and Aida, K. (1974): A novel hemagglutinin produced by *Aspergillus niger*. *J. Biochem.*, 76, 1347-1349.
- [82] Ishida, H., Moritani, T., Hata, Y., Kawato, A., Suganami, K., Abe, Y., and Imayasu, S. (2002): Molecular cloning and over expression of fleA gene encoding a fucose-specific lectin of *Aspergillus oryzae*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 66, 1002-1008.
- [83] Vranken, A.M., Van Damme, E.M., Allen, A.K. and Peumans, W.J. (1987): Purification and properties of an N-acetylgalactosamine specific lectin from the plant pathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. *FEBS Lett.*, 216, 67-72.
- [84] Kellens, J.T.C., and Peumans, W. (1991): Biochemical and serological comparison of lectins from different anastomosis group of *Rhizoctonia solani*. *Mycol. Res.*, 95, 1235-1241.
- [85] Kellens, J.T.C., Allen, A.K., and Peumans, W. (1989): Isolation and characterization of lectins from *Rhizoctonia crocorum* and *Athelia rolfsii*. *J. Gen. Microbiol.*, 135, 3127-3132.
- [86] Barak, R., and Chet, I. (1990): Lectin of *Sclerotium rolfsii*: its purification and possible function in fungal-fungal interaction. *J. Appl. Bacteriol.*, 69, 101-112.
- [87] Swamy, B.M., Bhat, A.G., Hedge, G.V., Nalk R.S., Kulkarni, S., and Inamdar, S.R. (2004): Immunolocalization and functional role of *Sclerotium rolfsii* lectin in development of fungus by interaction with its endogenous receptor. *Glycobiology*, 14, 951-957.
- [88] Kostlanova, N. et al., (2005): The fucose-binding lectin from *Ralstonia solanacearum*: A new type of β -propeller architecture formed by oligomerisation and interaction with fucoside fucosyllactose and plant xyloglucan. *J. Biol. Chem.*, 280, 27839-27849.

- [89] Crenshaw, R.W., Harper, S.N., Moyer, M. and Privalle, L.S. (1995): Isolation and characterization of a cDNA clone encoding a lectin gene from *Agaricus bisporus*. *Plant Physiol.*, 107, 1465–1466.
- [90] Paaventhana, P., Joseph, J.S., Seow, S.V., Vaday, S., Robinson, H., Chua K.Y. and Kolatkar P.R. (2003): A 1.7 Å structure of Fve, a member of the new fungal immunomodulatory protein family. *J. Mol. Biol.*, 332, 461–470.
- [91] Nagata, Y., Hagiwara, T., Hiratsuka, Y., Fukumori, F., Sakai, H., Kochibe, N. and Kobata, A. (1991): Crystallization and characterization of a lectin from *Aleuria aurantia*. *Biochim. Biophys. Acta*, 1076, 187–190.
- [92] Fujihashi, M., Peapus, D.H., Kamiya, N., Nagata, Y. and Miki K. (2003): Crystal structure of a fucose specific lectin from *Aleuria aurantia* binding ligands at three of its five sugar recognition sites. *Biochemistry*, 42, 11093–11099.
- [93] Wimmerova, M., Mitchell, E., Sanchez, J.-F., Gatier, C., and Imberty, A. (2003): Crystal structure of fungal lectin: Six-bladed β -propeller fold and novel fucose recognition mode for *Aleuria aurantia* lectin. *J. Biol. Chem.*, 278, 27059–27067.
- [94] Amano, K., Fujihashi, M., Ando, A., Miki, K. and Nagata Y. (2004): Involvement of tyrosine at fucose-binding sites of *Aleuria aurantia* lectin: Non-equal response to site-directed mutagenesis among five sites. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 68, 841–847.
- [95] Birck, C., Damian, L., Marty-Detraves, C., Lougarre, A., Schulze-Briesse, C., Koehl, P., Fournier, D., Paquerneau, L., and Samama, J.-P. (2004): A new lectin family with structure similarity to actinoporins revealed by the crystal structure of *Xerocomus chrysenteron* lectin XCL. *J. Mol. Biol.*, 344, 1409–1420.
- [96] Carrizo, M.E., Capaldi, S., Perduca, M., Irazoqui, F.J., Norez, G., and Monaco, H.L. (2005): The antineoplastic lectin of the common edible mushroom (*Agaricus bisporus*) has two binding sites, each specific for a different configuration at a single epimeric hydroxyl. *J. Biol. Chem.*, 280, 10614–10623.
- [97] Walser, P.J., Haebel, P.W., Kunzler, M., Sargent, D., Kues, U., Aebi, M., and Ban, N. (2004): Structure and functional analysis of the fungal galectin CGL2. *Structure*, 12, 689–702.
- [98] Mancheno, J.M., Tateno, H., Goldstein, I.J., Martinez-Ripoll, M. and Heremoso, J.A. (2005): Structural analysis of the *Laetiporus sulphureus* hemolytic pore-forming lectin in complex with sugars. *J. Biol. Chem.*, 280, 17251–17259.
- [99] 長田嘉穂 (1992): キノコのレクチン—ヒドロキノンタケのレクチンを中心にその構造と機能を探る, 蛋白質・核酸・酵素, 37, 1525–1529.
- [100] 長田嘉穂 (2000): キノコのレクチンの働きを探る, 化学と生物, 38, 368–373.
- [101] Lipke, P.N., and Kurjan, J. (1992): Sexual agglutination in budding yeast: Structure, function and regulation of adhesion glycoproteins. *Microbiological Reviews*, 56, 180–194.
- [102] Ogawa, S., Nakajima, E., Nagao, H., Ohtoshi, M., Ando A. and Nagata, Y. (1998): Synthesis of a lectin in both mycelia and fruit bodies of the ascomycete mushroom *Aleuria aurantia*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 62, 915–918.
- [103] Amano, K., Katu, M., Ando, A., Mikami, Y. and Nagata, Y. (2004): Interaction of *Aleuria aurantia* lectin with a soil fungus *Mucor javanicus*. *Trends Glycosci. Glycotechnol.*, 16 P24.
- [104] Inbar, J. and Chet, I. (1997): Lectins and biocontrol. *Critical Reviews in Biotechnology* 17, 1–20.
- [105] Amano, K., Takase, M., Ando, A. and Nagata, Y. (2003): Production of functional lectin in *Phichia pastoris* directed by cloned cDNA from *Aleuria aurantia*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 67, 2277–2279.
- [106] Iijima, N., Amano, K., Ando, A. and Nagata, Y. (2003): Production of fruiting-body lectins of *Pleurotus cornucopiae* in methylotrophic yeast *Pichia pastoris*. *J. Biosci. Bioeng.*, 95, 416–418.
- [107] Sumisa, F., Iijima, N., Ando, A., Shiga, M., Kondo, K., Amano, K. and Nagata, Y. (2004): Properties of mycelial aggregate-specific lectin of *Pleurotus cornucopiae* produced in *Phichia pastoris*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 68, 959–960.