

壳寡糖^的

功能研究及应用

杜昱光 主编

王克夷 白雪芳 副主编

- ◎ 绪论
- ◎ 壳寡糖的来源及其制备方法
- ◎ 壳寡糖的生物活性作用机理
- ◎ 壳寡糖诱导植物抗逆防御反应及作用机理
- ◎ 壳寡糖衍生物的生物活性
- ◎ 壳寡糖的产品开发及其应用
- ◎ 壳寡糖的吸收利用、安全性评价及文献专利数据库简介



化学工业出版社

壳寡糖

功能研究及应用

赵国光 主编

王淑娟 副主编 张淑娟 副主编

北京：中国轻工业出版社，2010

ISBN 978-7-5019-0711-1

定价：35.00元

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

ISBN 978-7-5019-0711-1

壳寡糖^①

功能研究及应用

杜昱光 主编
王克夷 白雪芳 副主编



化学工业出版社

· 北京 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

壳寡糖的功能研究及应用/杜昱光主编. —北京:
化学工业出版社, 2009. 9
ISBN 978-7-122-06324-3

I. 壳… II. 杜… III. 多糖-研究 IV. Q539

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 121516 号

责任编辑: 傅四周 孟 嘉

责任校对: 王素芹

装帧设计: 关 飞

出版发行: 化学工业出版社 (北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011)

印 刷: 北京永鑫印刷有限责任公司

装 订: 三河市万龙印装有限公司

720mm×1000mm 1/16 印张 14¼ 字数 278 千字 2009 年 9 月北京第 1 版第 1 次印刷

购书咨询: 010-64518888(传真: 010-64519686) 售后服务: 010-64518899

网 址: <http://www.cip.com.cn>

凡购买本书, 如有缺损质量问题, 本社销售中心负责调换。

定 价: 59.00 元

版权所有 违者必究

编写人员

(按姓氏笔画排序)

王文霞 王克夷 尹 恒

白雪芳 曲天明 刘启顺

许青松 杜昱光 李曙光

赵小明 谭成玉

序

糖生物学 (glycobiology) 是生命科学的前沿。继基因工程、蛋白质工程之后, 糖生物工程 (glycobiotechnology) 已成为引人注目的生物技术新领域, 国际科技界称为第三代生物技术。由糖生物学和糖工程建立起来的糖生物工程产业将成为 21 世纪高科技主流产业之一。

糖是生物界最丰富的生物资源, 是蕴藏最大生命信息量的生物活性分子, 它参与了调控生殖、生长、发育、免疫、调节、遗传、进化等生命过程。生物中还蕴藏着大量多糖资源, 多糖在生物酶的降解过程中可形成生命需要的生物活性物质——特定结构的寡糖片段。研究这些片段不仅能阐明糖链介导的生命活动及疾病过程的本质, 而且有助于对生命科学进行深入研究。壳寡糖通常是利用海洋动物中的甲壳素 (虾、蟹壳等) 脱乙酰化的产物壳聚糖, 通过生物工程技术降解制备得到的低聚氨基葡萄糖 (壳寡糖), 它具有调控植物生长、防治植物病害、调节人体免疫、抑制肿瘤等功能。壳寡糖的研究和应用已广泛涉及工业、农业、医学、环境保护、国防、食品、日用化工等众多领域。

目前, 壳寡糖活性物质研究应用的报道仅散见于专业杂志中, 而有关壳寡糖功能研究及应用方面系统、完善、综合的专著, 国内外尚未见到。中国科学院大连化学物理研究所天然产物与糖工程研究组, 在近 20 年制备、研究和应用壳寡糖的过程中, 承担并完成了国家“九五”到“十二五”科技攻关、“863”科技计划及自然科学基金等重要项目; 通过 5 项科技成果鉴定及验收。获得 5 项省市级科技进步一、二等奖; 在国内外刊物上发表论文近 200 篇; 申请发明专利 60 余项; 成功地研究开发了壳寡糖生物农药、饲料添加剂和保健食品, 并实现产业化, 在糖生物工程领域取得了可喜的研究成果。杜昱光研究员及其研究组的研究工作者们, 以他们的工作实践和积累的研究成果为基础, 密切跟踪糖生物学研究的前沿和进展, 编写了《壳寡糖的功能研究及应用》一书。系统、全面地反映了壳寡糖的发展动态和最

新资料，对壳寡糖功能领域的新概念、新思路、新方法等给予了重点介绍，展现了该领域的研发现状和前沿动态。

看到糖生物学和糖工程在我们国家的蓬勃发展，我欣然执笔作序。相信该书的出版将对糖生物学学科的发展、科学研究、人才培养等都会起到重要的推动和促进作用。

中国科学院院士

张树政

2009年6月16日

前言

糖是除蛋白质、核酸之外重要的一类生命物质。继基因工程和蛋白质工程之后,20世纪90年代在国际上兴起的糖生物学及糖工程,是当前生命科学研究的前沿领域。近年研究表明,无论是在基本的生命过程中(如受精、发生、发育、分化、神经系统、免疫系统恒态维持等方面),还是在疾病的发生和发展中都涉及寡糖链的参与,寡糖链在这些生命和疾病过程中起特异性的识别和介导的作用。此外,许多寡糖(如异麦芽糖、果寡糖、木寡糖、壳寡糖、低聚半乳糖等)直接作为一类新的生理活性物质,在营养与保健、疾病诊断与防止、畜牧养殖、植物生长调节及抗病害等方面的应用中有广阔的前景。而壳寡糖因其结构和功能的特殊性,已引起学术界及企业界的广泛关注。

壳寡糖是由2~10个氨基葡萄糖通过 β -1,4-糖苷键连接而成的寡聚糖,也是天然糖中唯一大量存在的碱性氨基寡糖。具有水溶性好、安全无毒、易吸收等优点。在保健品、营养剂、食品添加剂、植物生长调节剂及饲料添加剂等方面具有良好的应用价值。从国内外13个数据库文献专利统计,自1967年第一篇壳寡糖文献报道到2009年2月为止,国际上关于壳寡糖公开发表的研究论文专利2493篇(其中2005年以来的文献专利共1123篇),以日本、韩国及中国的文章专利报道居多,目前壳寡糖已在日本、韩国、美国、加拿大等国家应用于日常食品、保健品中。我国壳寡糖的研究开发虽起步较晚,但2000年后国内文献专利数量明显增加,壳寡糖产品种类数量快速增长,目前正处于快速发展阶段。虽然已有壳寡糖的科普书籍,但对其作用机理解释存在明显差异,许多是套用壳聚糖的功能资料,而缺乏系统介绍壳寡糖研究开发的专业书籍。随着壳寡糖的独特功能不断被发现和应用范围的扩大,我们感到迫切需要有一本关于壳寡糖方面的专门论著。基于此想法,我们结合中国科学院大连化学物理研究所1805课题组近15年的研究工作基础及国内外研究最新进展,编著了《壳寡糖的功能研究及应用》一书。

本书共分八章,分别从壳寡糖及其衍生物的制备方法、壳寡糖的吸收利用、安全性评价、保健药物活性作用机理、诱导植物抗逆防御反应作用机理、产品开发应用及发展前景趋势等方面论述,总结了本课题组多年研究成果及收集国内外最新研究动态。该书可作为研究生、博士生的教学参考书,也是相关专业的科研人员

及企业研发人员开发相关产品的参考书。

本书是在 1805 课题组的科研人员及博士、硕士生们努力下共同完成，作为我们的客座研究员王克夷老师一直参与并支持我们的科研工作。同时多年来张树政院士、杨胜利院士、金城研究员、顾建新教授、杜宇民教授、韩秀文研究员、吕金殿教授、商鸿生教授、孟令珏教授、郭振楚教授等给予我们支持和鼓励，在此我本人一并表示衷心的感谢。

由于壳寡糖的研究及其产品开发内容广泛，发展迅速，我们仅就结合自己的研究工作及相关的文献资料编写而成，难免挂一漏万，遗漏重要文献资料，有些观点看法也只是一家之言，提出供大家讨论。书中难免存在不足，加之编者水平有限，敬请学界同仁批评指正。

中国科学院大连化学物理研究所
天然产物与糖工程研究组
杜昱光
2009 年 5 月 19 日于大连

目 录

第一章 绪论	1
第一节 糖生物学和糖工程学	1
一、糖生物学	2
二、糖工程学	8
第二节 多糖和糖复合物	11
一、多糖	11
二、糖复合物	14
第三节 寡糖	18
一、自然界中存在的寡糖	18
二、寡糖的制备方法	26
三、寡糖的生物功能和应用	28
第四节 甲壳素、壳聚糖和壳寡糖	32
一、甲壳素	32
二、壳聚糖	33
三、壳寡糖	34
参考文献	35
第二章 壳寡糖的来源及其制备方法	39
第一节 壳寡糖的来源	39
一、壳寡糖原料——甲壳素的来源与分布	39
二、壳寡糖的物理及化学性质	40
第二节 壳寡糖的制备	41
一、壳寡糖的制备方法	41
二、壳寡糖的质量控制方法	49
参考文献	52
第三章 壳寡糖的生物活性作用机理	56
第一节 壳寡糖在人类健康中的作用机理	56
一、抗氧化作用	56

二、抗菌活性	63
三、关节健康	65
四、抗炎/促进伤口愈合作用	67
五、免疫调节	68
六、抗癌/抗肿瘤和抗突变作用	73
七、抗病毒作用	78
八、心脏血管健康	79
九、抑制糖尿病	82
十、减肥功效	86
十一、记忆和大脑健康	86
十二、益生原/肠道健康	86
第二节 壳寡糖在饲料添加剂中的作用机理	87
一、壳寡糖对肉仔鸡的饲养研究	88
二、应用于仔猪的饲养	90
三、应用于鹌鹑的饲养	91
四、应用于北京鸭的饲养	92
五、应用于对虾和鲍鱼的饲养	97
六、应用于罗非鱼的饲养	98
七、应用于虹鳟鱼的饲养	99
参考文献	101
第四章 壳寡糖诱导植物抗逆防御反应及作用机理	105
第一节 植物糖生物学简介	105
第二节 寡糖抑制植物病原菌活性及其机理	108
一、壳寡糖对植物病原菌的抑菌活性	108
二、壳寡糖的抑菌机理	109
第三节 壳寡糖诱导植物抗病毒活性	112
一、壳寡糖诱导植物抗病毒病	113
二、壳寡糖诱导植物抗病毒的机制	113
第四节 壳寡糖诱导植物抗病性信号传导	117
一、寡糖信号的识别及传导	118
二、寡聚糖引起的信号转导	119
第五节 壳寡糖对植物抗性相关基因的调控	120
一、植物抗性相关基因	120
二、壳寡糖调控抗性相关基因	121
第六节 壳寡糖对植物次生代谢产物的调控	123
一、逆境对植物次生代谢产物的调控	123

二、壳寡糖对植物次生代谢产物的调控·····	125
第七节 壳寡糖对植物生长发育调节·····	128
一、壳寡糖对种子萌发的影响·····	128
二、壳寡糖对幼苗生长的影响·····	128
三、壳寡糖对组培植物生长的影响·····	129
四、对植株生长和产量的影响·····	129
第八节 壳寡糖诱导植物的抗旱性·····	129
一、聚糖、寡糖对植物气孔开度的影响·····	130
二、壳寡糖对干旱胁迫下植物光合作用的影响·····	131
三、聚糖寡糖对植物抗旱相关基因表达的影响·····	132
参考文献·····	133
第五章 壳寡糖衍生物的生物活性·····	143
第一节 壳寡糖的化学修饰·····	143
一、化学修饰的反应类型·····	143
二、壳寡糖羟基的氧化·····	143
三、壳寡糖羟基醚化修饰·····	144
四、壳寡糖羟基酰化修饰·····	145
五、壳寡糖氨基化学修饰·····	146
六、壳寡糖配位修饰及其生物活性·····	149
七、壳寡糖的其他修饰·····	152
第二节 壳寡糖脂及糖肽·····	152
一、壳寡糖脂·····	152
二、壳寡糖肽·····	155
第三节 壳寡糖衍生物的应用·····	155
一、壳寡糖衍生物在抑菌方面的应用·····	155
二、壳寡糖衍生物作为酶抑制剂的应用·····	158
三、壳寡糖衍生物在降血脂方面的应用·····	161
四、壳寡糖衍生物在抑制肿瘤方面的应用·····	162
五、壳寡糖衍生物在清除自由基方面的应用·····	163
六、壳寡糖衍生物在降低药物毒性方面的应用·····	164
七、壳寡糖衍生物的其他应用·····	164
参考文献·····	165
第六章 壳寡糖的产品开发及其应用·····	170
第一节 壳寡糖在生物医药领域中的应用·····	171
一、壳寡糖抑制肿瘤的研究应用·····	171
二、壳寡糖降血脂和抗氧化的研究应用·····	175

三、壳寡糖抑制糖尿病的研究应用·····	175
四、壳寡糖用于骨质疏松的研究应用·····	176
五、壳寡糖抑菌作用的研究应用·····	176
六、壳寡糖用于伤口愈合的研究应用·····	177
第二节 壳寡糖在保健领域中的应用·····	177
一、壳寡糖调节免疫功能的研究应用·····	178
二、壳寡糖降脂保肝功能的研究应用·····	179
三、壳寡糖排重金属功能的研究应用·····	180
四、壳寡糖促进骨骼生长的研究应用·····	180
五、壳寡糖促进肠道健康的研究应用·····	181
六、壳寡糖瘦身减肥、口腔和胃肠道健康的研究应用·····	181
第三节 壳寡糖在农、林、牧、副、渔领域中的应用·····	182
一、壳寡糖在农业领域中的应用·····	182
二、壳寡糖在畜牧业中的应用·····	194
三、壳寡糖在渔业中的应用·····	198
第四节 壳寡糖在精细化工领域中的应用·····	200
一、壳寡糖在化妆品中的应用·····	200
二、壳寡糖在保鲜中的应用·····	200
参考文献·····	201
第七章 壳寡糖的吸收利用、安全性评价及文献专利数据库简介·····	208
第一节 壳寡糖的吸收及利用·····	208
第二节 壳寡糖的安全性评价·····	210
第三节 壳寡糖文献专利数据库简介·····	211
一、建数据库目的·····	211
二、数据来源·····	211
三、现有文献专利分析·····	212
参考文献·····	214

第一章

绪 论

本书的目的是结合笔者课题组 10 余年来的实践,对壳寡糖进行全方位的介绍。分别从壳寡糖及其衍生物的制备方法、壳寡糖的吸收利用、安全性评价、保健药物活性作用机理、诱导植物抗逆防御反应作用机理、产品开发应用发展趋势等方面,总结了本课题组多年研究工作成果及收集国内外最新研究动态。

在系统地阐述壳寡糖以前,有必要对糖类的一些基本概念做一个简述。首先,有关壳寡糖的研究和利用是属于生命科学中的一个重要领域——糖科学(Kamerling J P, 2007; Fraser-Reid B 等, 2008)的范畴。而糖科学又可划分为糖化学、糖生物学和糖工程学等几个大的分支。其次,在自然界中最广泛地存在的数量庞大的生物质是糖类,主要是分子量很大的、结构很复杂的多糖和糖复合物。壳寡糖等诸多的寡糖主要来源于多糖和糖复合物。

第一节 糖生物学和糖工程学

糖类是自然界中最丰富的生物分子。纤维素和甲壳素(又称几丁质)分别居地球上生物质(biomass)的第一位和第二位。如果对微生物细胞壁中的肽聚糖和各种多糖的总量进行加和统计,数量也一定非常可观。糖类也是科学家最先研究的生物分子之一。在 20 世纪初,费歇尔(Fischer)就同时开创了肽类和糖类的研究。几乎是同一时期,赖德斯泰纳尔(Landersteiner)首先进行了 ABO 血型的研究。但是,由于糖类结构非常复杂,而资源丰富的糖类、纤维素、淀粉和甲壳质等的功能又是如此的单调,致使糖类的研究在半个多世纪中几乎处于停滞的状态。期间,肽类和蛋白质的研究始终在稳步地发展。起步较慢的核酸在 20 世纪中叶,因为双螺旋模型的提出,进展突飞猛进,更是基因工程最先出现了可产业化势头,使得核酸成为生命科学中的领头学科。

然而,生物学是一个完整的学科,其中某些分支学科的发展可以带动其他分支学科的发展,但是绝对不能替代其他分支学科;同时任何一个分支学科的发展也只能说明局部的问题,决不能阐述所有的现象。因此,在核酸研究的带动下,糖类的

研究于 20 世纪的最后十多年中，也迎来了一个发展期，其代表是糖生物学（glycobiology）的崛起（Rademacher TW 等，1988），甚至有人预言 21 世纪是糖的世纪。

有关糖类，特别是糖生物学的研究史，可以参阅文献（Varki A 等，2008a）。

一、糖生物学

1. 糖生物学的提出

英国科学家德威克（Dwek）等在 1988 年的“生物化学年评”中撰写了一篇题为“糖生物学”的综述（Rademacher T W 等，1988）。此后，糖生物学这个新词被广泛使用，这也标志了糖生物学作为一个生物学的新分支，被同行认可。

什么是糖生物学？简言之，糖生物学是研究糖类在生物学中的作用，阐明在生物学中诸多与糖类有关的现象。糖类在生物化学中，原先就占有重要位置。糖代谢在所有的生物化学教科书中是不可或缺的内容。但是，似乎仅此而已。至多加上“纤维素等糖类是一类结构分子”。即使在 1988 年（糖生物学一词提出那一年）前后出版的生物化学教科书，还是如此。糖生物学研究的内容脱出了这一传统的观念，除了作为能量的来源和结构支撑作用外，糖类还在许多方面发挥其作用，而且这些作用也不能像核酸那样，用一、两个方面所能概括的。

2. 糖生物学的研究内容

糖生物学的主要研究内容可以概括为三个方面。首先是糖类的结构研究；其次是这些结构是怎样形成的，即糖类的生物合成，与此相应的是它们又如何被降解的，即糖类的代谢；最后，糖类在生物体中有哪些功能，这些功能和其结构的关系如何。但是，由于历史的原因，糖类的结构研究更多的是属于糖化学的范畴，有关的糖类降解归属于生物化学，因此，糖生物学更多关注的是糖类的生物合成与糖类，特别是复合糖类（主要是糖蛋白和糖脂）中的糖链的生物学功能（Varki A 等，1999；Varki A 等，2008b）。

（1）糖类的结构研究 早年糖类的研究是着眼于容易得到的生物分子，例如由葡萄糖构成的淀粉和纤维素等。但是，长期的研究中，发现除了这些由单糖分子构成的简单糖类外，在机体内还存在许多糖类与其他分子形成的复合糖类，例如糖蛋白、蛋白聚糖、糖脂、脂多糖等。不同组合方式形成的复合糖类，其结构、定位和功能均不尽相同。仅是糖蛋白的结构多样性就非三言两语所能说得清楚。由于寡糖的产生与这些内容有关，因此将在本章的第二节中较详细讨论一些糖类的结构。

（2）糖类的代谢 糖类的降解代谢和能量代谢有关，因此有关研究的历史很长。而糖类的生物合成是以糖核苷酸的发现为契机，因为糖类的生物合成均需要不同单糖的核苷酸衍生物作为糖基的供体。而糖类生物合成的中心环节是糖基转移酶，因此，目前糖类生物合成方面的研究侧重点是糖基转移酶（王克夷，1998）。即便是结构最为简单的糖原，它们生物合成的研究历史也长达 50 年之久，因为发

现了糖原蛋白 (glycogenin) 是糖原生物合成时的第一个糖基接受体。总之, 糖类的生物合成是在糖基转移酶的作用下, 将糖基由糖基供体上转移到糖基接受体上。

当然, 在糖链生物合成后, 糖链上还可能出现不同方式的修饰, 例如个别糖基的差向异构化、一些羟基被磷酸化或硫酸化、与其他分子中的羰基和羟基反应等。在一些糖链中, 这样的修饰带有很大的随机性。经典的例子是肝素的生物合成。这样的结构多样性, 也必然带来其功能的多样性。

糖类的生物合成和降解代谢出现故障, 会引起机体的病变 (Futerman A H 等, 2004)。糖链不能降解, 导致特定结构糖链的贮积, 影响有关器官的病变, 特别是脑组织中糖脂的贮积, 会影响新生儿的发育, 导致异常, 甚至夭折。糖链生物合成某些环节的异常, 合成得到的糖链结构和机体中正常的结构不同, 也会导致病变 (Eklund E A 等, 2007)。反之, 一些疾病发生时, 细胞和组织中的糖链结构也会异常, 典型的例子是肿瘤发生时, 糖链结构与胚胎期的结构类似。

(3) 糖类的功能 糖生物学的一个突出的意义在于它展示了糖类的多种面貌。它们的功能绝不单一, 早年糖类作为结构分子和参与能量代谢只是最为显而易见的两种功能。

糖类的结构复杂多变, 致使很少几种单糖形成的糖链结构就可以蕴藏着巨大的信息量。这样, 打破了只有核酸和蛋白质是生物信息分子的传统概念。ABO 等血型研究结果揭示了输血的分子基础。不同个体血型物质的抗原决定簇是糖链中个别糖基结构差异形成的 (Schenkel-Brunner H, 2007)。各种类型病原体的寄主专一性也是由于寄主细胞表面的糖链结构不同所决定。例如, 禽流感和人流感一般不会交叉感染就是因为家禽和人细胞表面的糖链结构不同。2003 年开始流行的与禽流感有关的 H5N1 流感病毒表面的凝集素识别并结合的是带有 $\alpha 2-3$ 连接唾液酸的糖链, 而人细胞表面的相应糖链是带有 $\alpha 2-6$ 连接唾液酸的糖链 (von Itzstein M, 2008)。虽然 2007 年 “Lancet” 上发表的研究结果表明, H5N1 禽流感病毒可以传染人类, 甚至可以由母体的胎盘传染给未出生的胎儿。然而该病毒目前之所以在偶然的情况下感染少数几个人, 而没有发生稳定的人类传播, 可能依然与受体表面糖链有关, 使得人类感染 H5N1 的可能性降低。如细胞与细胞、病毒、细菌、毒素等的识别均通过糖链介导 (图 1-1)。

不同结构的糖链还可以作为信号, 决定了分子和细胞的定位和靶向。例如, 肝脏实质细胞表面存在着能与半乳糖结合的凝集素, 一旦血液中的一些糖蛋白和细胞表面的糖蛋白失去了糖链最外侧的唾液酸, 并暴露出半乳糖后, 在流经肝脏时, 这样的糖蛋白和血细胞就会被肝脏作为 “老化” 的产物而被清除。另有一些特异的酶蛋白, 在细胞质中合成后, 在内质网中糖基化及在高尔基体中再经磷酸化, 它们就被特定地局限在溶酶体中。正常细胞与肿瘤细胞表面的糖链组成及结构也发生了变化 (图 1-2)。基于这些现象人们设计了利用糖链对一些分子和药物的靶向, 例如通过糖链的靶向作用, 改善核酸向细胞的投递效率 (Yan H 等, 2007)。

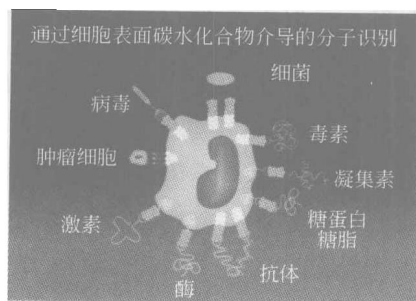


图 1-1 细胞的糖链分子识别
(Gabius H J. Glyco-science, 1997: 8)

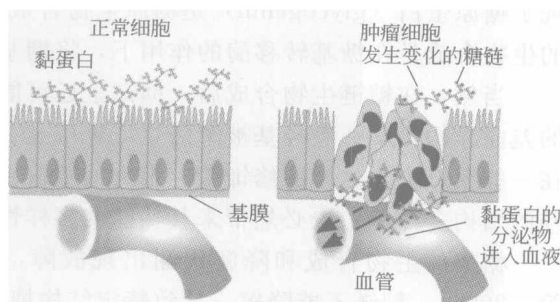


图 1-2 正常细胞与癌变细胞表面的糖链变化
[Kazuaki Ohtsubo. Cell, 2006, 126 (5): 855~867]

在细胞表面和细胞基质中存在着蛋白聚糖，尤其是肝素/乙酰硫酸类肝素。这些分子结构多变，可以与不同类型的蛋白质结合，它们作为一个共受体 (coreceptor)，调节了配体和受体间的相互作用。研究得最清楚的例子是成纤维细胞生长因子及其受体的相互作用中，特定结构的肝素就扮演了共受体的角色 (Mohammai M 等, 2005)。越来越多的事实表明，细胞因子和趋化因子的作用都离不开肝素。

在细胞的内质网中，一些新生肽链接受一系列翻译后的加工，包括肽链的折叠和定位。在这期间，糖链也起到重要作用。糖蛋白中的 *N*-糖链不仅帮助了新生肽链的正确折叠，而且在细胞应急的情况下，使得未折叠的糖蛋白能通过逆向转运途径，由内质网返回到细胞质中，并且在蛋白酶体中降解 (Moremen K W 等, 2006)。细胞重要的糖基化修饰类型如图 1-3 所示。

在上述这些糖类行使功能时，都离不开另一类分子——凝集素 (即糖结合蛋

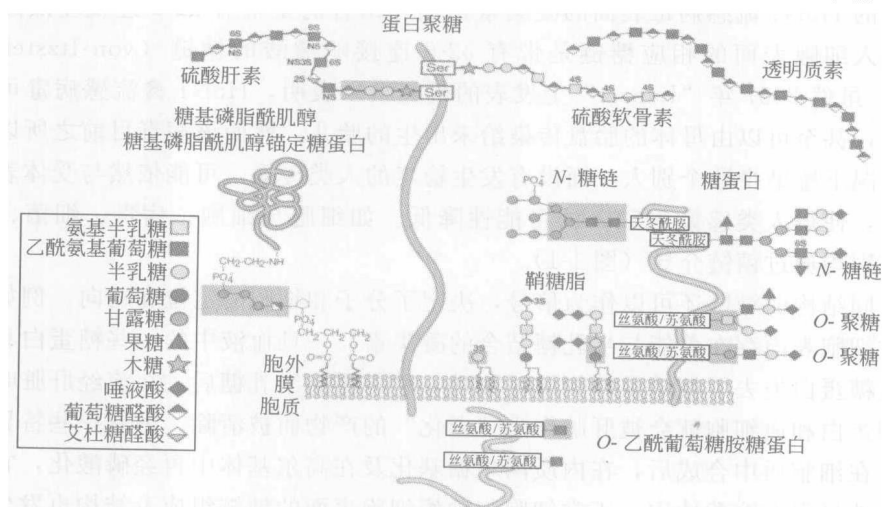


图 1-3 细胞重要的糖基化修饰类型
(Fuster M, Esko J D. Nat Rev Can, 2005, 7: 526~542)