

fisionômica e extraordinária eloquência do olhar, com que supria a falta de presença trágica. Em 1717, entrou para a *Comédie-Française*. Aí, depois de ter tentado adaptar-se ao estilo trágico corrente na época, decidiu-se por seguir a sua aptidão muito especial para uma representação natural e simples, e assim se singularizou e marcou o ponto de partida para uma nova escola. Foi uma extraordinária intérprete de Racine, mas não se inferiorizava em papéis cômicos. Scribe e Legouvé inspiraram-se na sua curta vida e fascinante personalidade para escrever a peça que tem o seu nome e que Rachel, e mais tarde Sara Bernhardt, representaram com grande êxito.

EDUÍNO DE JESUS

BIBL.: J. Richtman, *Adrienne Lecouvreur: The Actress and the Age*, 1971.

lectinas — BIOQ. *Definição* — A definição de L. tem sofrido uma evolução considerável ao longo do tempo, à medida que se foi acumulando informação sobre estas proteínas, tendo sido consideradas, em 1981, pela Comissão de Nomenclatura da União Internacional de Bioquímica, como sendo proteínas ou glicoproteínas de origem não-imunológica que se ligam a açúcares, o que provoca a aglutinação de células e/ou a precipitação de glicoconjugados. Por este motivo, as L. foram inicialmente denominadas aglutininas ou hemaglutininas. Esta definição pressupõe uma polivalência das L. e elimina certas proteínas que se ligam a hidratos de carbono, como sejam enzimas específicas para hidratos de carbono, proteínas de transporte, hormonas e toxinas que contêm um centro de ligação para glúcidos. Por estes motivos, ela deve ser alargada de modo a incluir proteínas semelhantes que, embora se liguem de modo específico a hidratos de carbono, não causam a sua precipitação ou a aglutinação de células. Tais proteínas são muitas vezes designadas L. monovalentes. Aquela definição foi, por isso, modificada, considerando que as L. possuem, pelo menos, um centro de ligação a hidratos de carbono. Por outro lado, descobriu-se que existem proteínas do tipo L. que se ligam a hidratos de carbono mas que não aglutinam células, estando estruturalmente relacionadas com L. presentes na mesma planta. Em 1983 foi proposta nova definição para L., como sendo proteínas de natureza não-imunológica capazes de reconhecer e se ligar específica e reversivelmente à unidade glicosídica de hidratos de carbono complexos, sem alterar a estrutura covalente de nenhum dos ligandos glicosídicos que reconhecem. A ênfase nos hidratos de carbono complexos permite incluir as proteínas quimotáticas e algumas toxinas que se ligam exclusivamente a açúcares simples. Em 1988 foi proposta uma definição mais simples que considera L. como uma proteína que se liga especificamente a hidratos de carbono e que não é enzima.

Hermann Stillmark descobriu acidentalmente, em 1888, uma hemaglutinina (que apelidou de ricina) em extractos de rícino pela sua capacidade de aglutinar eritrócitos. Subsequentemente, estas substâncias foram procuradas em muitas plantas, ou nos seus tecidos individuais, pela capacidade que os seus extractos exibiam em

aglutinar eritrócitos. Esta propriedade, que foi posteriormente incluída na própria definição de L., pressupõe a existência de dois ou mais centros de ligação a hidratos de carbono na molécula da L. Já assim é possível às L. estabelecer ligações cruzadas e específicas entre moléculas ou células adjacentes, pela ligação a glicoconjugadas complementares nas suas superfícies. Permitem, por isso, a precipitação de certos polissacáridos, glicoproteínas ou glicolípídeos e/ou a aglutinação de células animais, vegetais ou microbianas. São hoje também consideradas L. as proteínas com um único centro de ligação a hidrato de carbono e que não produzem, pois, aglutinação ou precipitação. Algumas L. permitem mesmo distinguir células normais de células malignas, ao passo que outras, como é o caso da fito-hemaglutinina de *Phaseolus vulgaris*, são mitogénicas.

Apesar de ter sido muito valioso, o teste de hemaglutinação desenvolvido inicialmente para a pesquisa de L. em extractos vegetais é, na melhor das hipóteses, semiquantitativo. Não permite a detecção de L. inactivas, monovalentes ou das que estão na presença de um receptor endógeno. Por outro lado, o teste pode produzir «falsos positivos», na medida em que lípidos ou polifenóis (p. ex., taninos), muitas vezes abundantes nos tecidos vegetais, podem produzir hemaglutinação não-específica. A presença de L. deve, pois, ser confirmada por testes de inibição da actividade da L. com açúcares ou por purificação da L. «Falsos negativos» podem também ser obtidos se as células utilizadas no ensaio não contiverem na sua superfície os hidratos de carbono para os quais a L. é específica. Foi o que aconteceu, p. ex., com uma L. de *Glycine max* específica para o ácido 4-O-metil-D-glucurónico, que não produziu hemaglutinação com eritrócitos (por não conterem o receptor nas suas membranas) mas aglutinou células bacterianas.

Só em 1936 foi demonstrado por J. B. Sumner a ligação das L. a hidratos de carbono. Em 1954, W. C. Boyd e E. Shyleigh propuseram o termo «lectinas» (do latim *legere* = escolher) em substituição da até então utilizada designação de hemaglutinina. Foi apenas em 1972 que a definição original de L. como aglutininas de origem vegetal foi expandida de modo a incluir aglutininas de outras fontes que não plantas.

À medida que o número de L. conhecidas foi aumentando, tornou-se necessário agrupá-las em famílias, com base na sua distribuição taxonómica, em homologies nas seqüências de aminoácidos ou em propriedades estruturais comuns. A maior família de L. e aquela que se encontra mais bem caracterizada é a família das L. das plantas leguminosas. Duas outras famílias, menores, mas também de plantas, são as L. das gramíneas (cereais) e das solanáceas (p. ex.: batateira e tomateira). De entre as L. de origem animal, foram estabelecidas duas famílias: as L. do tipo C e as L. do tipo S.

As L. do tipo C (dependentes do Ca²⁺), contendo tanto L. solúveis como ligadas a membranas; é uma família numerosa, que funciona extracelularmente, com uma especificidade para açúcares variável e cujos membros desempenham papéis biológicos diversos. Individualmente,

apresentam uma distribuição restrita, embora no seu conjunto se encontrem numa gama ampla de espécies animais.

As L. do tipo S (independentes de metal), assim denominadas por serem solúveis e pelo requerimento ocasional de um grupo Sulfidrilo. Estas L. são específicas para β -galactósidos e são expressas, diferencialmente em diversos tecidos, de um modo dependente do desenvolvimento. As L. são também classificadas em grupos de especificidade de acordo com o monossacárido que melhor inibe a actividade da L. (os membros de cada grupo diferem normalmente na sua afinidade para os diversos derivados e análogos do monossacárido). Deste modo, é possível definir, p. ex., os seguintes grupos de especificidade para as L. das plantas leguminosas.

Propriedades — Muitas L. exibem a capacidade de aglutinar eritrócitos. Algumas são específicas na sua reacção com os grupos sanguíneos humanos (ABO e MN) ou subgrupos (A_1). Outras L. são mitogénicas. Algumas são tóxicas para os animais, o que explica o baixo valor nutritivo de alguns alimentos de origem vegetal. Numerosas L. são glicoproteínas; uma excepção bem conhecida é a concanavalina A. Muitas necessitam da presença dos catiões metálicos Mn^{2+} (ou outro metal de transição divalente) e Ca^{2+} para expressão da sua actividade. O tratamento da L. nativa com ácido remove, de modo reversível, o catião metálico, abolindo a sua capacidade de ligação a hidratos de carbono.

Foi observada a presença, em extractos de sementes, de formas múltiplas de L. (denominadas isolectinas) que diferem entre si na mobilidade electroforética. P. ex., as L. do grupo I de *Griffonia simplicifolia* formam uma família de cinco isolectinas, cada uma das quais é um tetrámero composto por um outro ou os dois tipos de subunidades possíveis: um é específico para a α -N-acetilgalactosamina e α -galactose e o outro para a α -galactose apenas. As isolectinas de *Phaseolus vulgaris* (denominadas fito-hemaglutininas ou PHA) formam também uma família de cinco proteínas tetraméricas constituídas com base em dois tipos distintos de subunidades, E e L, que diferem na sua especificidade para oligossacáridos e nas suas propriedades biológicas: a E_4 (E-PHA) é uma hemaglutinina potente mas um fraco agente mitogénico, ao passo que a L_4 (L-PHA) exhibe actividade de aglutinação de leucócitos e de linfócitos e é um agente mitogénico potente. As formas intermédias (i. é, E_3L , E_2L_2 e EL_3) possuem fracas actividades de hemaglutinação e mitogénica.

As constantes de associação para a ligação das L. aos repectivos monossacáridos variam tipicamente entre $K_a = 10^3$ e $K_a = 10^7$. Estes valores são inferiores aos valores correspondentes que exprimem normalmente a interacção entre anticorpos específicos para hidratos de carbono e os seus antígenos ou entre as enzimas e os seus substratos. É, no entanto, importante referir, que aqueles valores são geralmente determinados para a ligação das L. aos respectivos monossacáridos. Contudo, sabe-se que muitas L. que exibem uma afinidade baixa para monossacáridos podem apresentar uma afinidade muito superior ($K_a = 10^8$ a $K_a = 10^9$) para um oligossacárido que contenha dois ou mais resíduos

de monossacáridos específicos unidos por uma ligação apropriada. A interacção L-hidrato de carbono é estabilizada por meio de ligações por hidrogénio e interacções de Van der Waals. Devido à especificidade característica para determinados hidratos de carbono, muitas L. são tipicamente purificadas por cromatografia de afinidade, utilizando açúcares imobilizados ou seus derivados.

Grupos de especificidade para as lectinas das plantas leguminosas

| Grupo | Especificidade | Exemplos |
|-------|----------------------------------|-----------------------------|
| I | mamose, glucose | <i>Canavalia ensiformis</i> |
| | | <i>Lathyrus oculus</i> |
| | | <i>Lens culinaris</i> |
| | | <i>Pisum sativum</i> |
| | | <i>Vicia faba</i> |
| II | galactose, N-acetilgalactosamina | <i>Abrus precatorius</i> |
| | | <i>Arachis hypogaea</i> |
| | | <i>Glycine max</i> |
| | | <i>Vigna radiata</i> |
| | | <i>Sophora japonica</i> |
| | | <i>Medicago sativa</i> |
| | | <i>Vicia villosa</i> |
| III | N-acetilglucosamina | <i>Cytisus sessifolius</i> |
| IV | L-fucose | <i>Lotus tetragonolobus</i> |
| V | ácido siálico | — |
| X | oligossacáridos | <i>Robina pseudoacacia</i> |
| | | <i>Phaseolus vulgaris</i> |
| | | <i>Vicia graminea</i> |

Ocorrência — As L. encontram-se amplamente difundidas na natureza, parecendo estar presentes em todos os organismos. Ocorrem de forma particularmente abundante nas sementes. No entanto, estão também presentes em outros órgãos de muitas plantas e em muitos outros organismos, desde bactérias ao homem. Admite-se mesmo que possam ter uma distribuição ubíqua na natureza.

Muitas L. ligam-se a uma grande variedade de células, incluindo eritrócitos, leveduras e alguns tipos de bactérias. Uma vez que a sua ligação ao hidrato de carbono é específica, as L. não produzem a aglutinação de células que não contenham na sua superfície os hidratos de carbono correspondentes. É de prever que o número de L. conhecidas aumente muito à medida que se vão utilizando mais tipos de oligossacáridos da superfície das células na sua detecção. Na verdade, sabe-se hoje que a quase totalidade das células possui hidratos de carbono nas suas superfícies exteriores, na constituição de glicoproteínas, glicolípidos e polissacáridos. Por outro lado, os hidratos de carbono exibem um potencial elevado de codificação de informação biológica, traduzida não só no número e sequência das suas unidades monoméricas, mas também na posição e configuração anomérica das unidades glicosídicas e na ocorrência de pontos de ramificação. Por comparação com os péptidos e proteínas (cuja informação é apenas definida pelo número e sequência dos seus monómeros constituintes — os aminoácidos) ou com os nucleótidos, duas moléculas de um mesmo monossacárido (e.g. a glucose) podem ligar-se de modo diverso para formarem 11 dissacári-

dos possíveis (a ligação de duas moléculas do mesmo aminoácido ou nucleótido pode apenas originar um só dipéptido ou dinucleótido, respectivamente). Seguindo o mesmo tipo de raciocínio, quatro monossacáridos distintos podem formar 35 560 tetrassacáridos diferentes, ao passo que quatro aminoácidos ou nucleótidos distintos podem apenas formar 24 estruturas tetraméricas. A diversidade estrutural pode ser ainda maior se atendermos à possível ligação covalente de grupos sulfato ou acetilo aos açúcares.

a) *Vírus* — Uma das L. que se encontra melhor caracterizada é a que está envolvida na interacção entre os vírus da gripe e as suas células-alvo. A capacidade deste vírus em aglutinar eritrócitos é conhecida desde 1941. Sabe-se hoje que o vírus humano se liga a eritrócitos e a outras células, reconhecendo o ácido *N*-acetilneuramínico presente na sua superfície; esta ligação é um pré-requisito para o início da infecção pelo vírus da gripe. A ligação da L. aos hidratos de carbono contendo ácido siálico na superfície das células-alvo permite a ancoragem do vírus às células, o que resulta na fusão das membranas viral e celular e na subsequente libertação do genoma viral no citoplasma e posterior replicação do vírus. Um conhecimento detalhado da interacção ácido siálico-hemaglutinina fornece uma base possível para o desenvolvimento de drogas antivirais que bloqueiem a ancoragem do vírus às células. Um inibidor que se ligue ao domínio muito conservado do centro de ligação da L. pode ser efectivo relativamente a todos os subtipos de vírus da gripe, não sendo afectado pelas alterações antigénicas que acompanham as epidemias recorrentes tão características do vírus da gripe. Esta hemaglutinina viral é um homotrímero que ocorre na superfície da membrana viral. Cada subunidade é composta por duas cadeias polipeptídicas, HA₁ e HA₂ (com massas moleculares de 36 e 26 kDa, respectivamente), unidas covalentemente por uma ligação de persulfureto. O centro de ligação aos hidratos de carbono está localizado num domínio de estrutura situado exteriormente à membrana, sendo composto por aminoácidos muito conservados entre as numerosas estirpes do vírus.

b) *Bactérias* — Muitas espécies de bactérias contêm L. na superfície das suas células. Nas enterobactérias (como, p. ex., em *Escherichia coli* e *Salmonellae* spp.) e noutras bactérias, as L. ocorrem, frequentemente, na forma de apêndices submicroscópicos denominados fimbrias (pili) com c. 5 a 7 mm de diâmetro e 100 a 200 mm de comprimento e que se projectam da superfície celular para o exterior. As mais bem estudadas incluem as fimbrias do tipo I (específicas para a manose) de *E. coli*, que se ligam preferencialmente a oligomanose e a oligossacáridos híbridos de glicoproteínas da superfície de células animais, e a fimbria P, também de *E. coli*, que interactua especificamente com glicolípido. As L. da superfície das bactérias desempenham um papel fundamental no início da infecção por serem responsáveis pela aderência das bactérias às células epiteliais do hospedeiro (como, p. ex., dos tractos urinário e gastrointestinal).

Algumas bactérias que contêm L. na sua superfície exterior podem também ligar-se prontamente a açúcares de células fagocíticas, como acontece com alguns leucócitos humanos e macrófagos humanos e de rato. Esta ligação tem como consequência uma activação metabólica dos fagocitos, ingestão da bactéria e consequente morte bacteriana.

c) *Protozoários* — Entre os numerosos protozoários que infectam o homem e outros animais, a ocorrência de L. encontra-se bem documentada na ameba patogénica *Entamoeba histolytica*, responsável pela desinteria no homem por causar destruição e invasão da mucosa do cólon. O contacto entre a ameba e a célula-alvo é mediada por uma interacção do tipo L.-hidrato de carbono. Foi descrita uma L. presente em *E. histolytica*, específica para a galactose e *N*-acetilgalactosamina, com uma massa molecular de 260 kDa e composta por dois tipos de subunidades (170 e 35 kDa) unidos por ligações de persulfureto.

d) *Mixomicetas* — A agregação dos mixomicetas, um passo essencial na diferenciação destes organismos da sua forma vegetativa unicelular para a forma agregada, é considerada um exemplo típico do envolvimento de L. no reconhecimento celular. A discoidina I, uma L., está presente na superfície celular da forma agregada de *Dictyostelium discoideum*. A L., específica para a galactose, é um homotetrámero, com a massa molecular de cada subunidade igual a 28 kDa. Nem a L. nem o seu mRNA estão presentes durante o crescimento vegetativo, tornando-se, no entanto, proeminentes quando o organismo passa do estado vegetativo para o estado agregado, situação em que as células aderem umas às outras. Curiosamente, o centro de ligação a hidratos de carbono da discoidina I é requerido para o empacotamento da L. no interior de vesículas subcelulares para posterior secreção pela célula. Após a exocitose, as partículas desintegram-se, permitindo que a L. desempenhe o seu papel na agregação das células. Este processo não é mediado pela actividade de L. da discoidina I mas sim por meio de um mecanismo independente de hidratos de carbono, i. é, a ligação da L. às células é feita através do tripéptido Arg-Gly-Asp.

e) *Algas* — Tem sido descrita a presença de L. em numerosas espécies de algas.

f) *Plantas superiores* — As L. de origem vegetal foram as primeiras proteínas desta classe a ser estudadas, tendo recebido as designações de fito-hemaglutininas ou fitoaglutininas. São encontradas em quase todos os grupos taxonómicos de plantas que produzem flor e também nalgumas plantas que não produzem flor. Podem constituir até 10% da proteína solúvel em extractos de sementes. Contudo, estão presentes noutros tecidos vegetais, embora em concentrações menores. É o caso, p. ex., de raízes, folhas e casca dos ramos. Em geral, as L. presentes nos tecidos vegetativos são distintas das presentes nas sementes da mesma planta. Devido à sua distribuição ampla no reino vegetal e à sua facilidade de purificação, têm sido caracterizadas mais L. de plantas do que de qualquer outra fonte.

O maior grupo de L. e o que se encontra mais bem estudado e caracterizado é o das L. das plantas leguminosas, as quais ocorrem predominantemente nas suas sementes. A sua presença foi já detectada em muitas centenas de espécies ou variedades de leguminosas. Estas L. estão primariamente localizadas nos corpos proteicos das células dos cotilédones, sendo sintetizadas e acumuladas durante as últimas fases de formação das sementes. A sua quantidade decresce posteriormente durante a germinação das sementes.

Em geral, mesmo quando extraídas de espécies leguminosas taxonomicamente distantes, as L. apresentam um conjunto comum de características: contêm normalmente duas a quatro subunidades ou protómeros, frequentemente idênticas ou muito semelhantes, com massas moleculares que variam entre 25 e 30 kDa; possuem um centro de ligação por subunidade, com a mesma especificidade, requerendo a presença de Mn^{2+} e Ca^{2+} para expressão da sua actividade. A homologia das suas sequências de resíduos de aminoácidos é normalmente elevada, sendo frequentemente *N*-glicosiladas — podem conter até 10% da sua massa constituída por hidratos de carbono. Uma excepção é a toxina e aglutinina de *Abrus precatorius*, a qual é composta por duas subunidades diferentes, unidas por uma ligação de persulfureto, em que apenas uma delas apresenta a possibilidade de ligação a hidrato de carbono.

As subunidades das L. das leguminosas são normalmente constituídas por uma única cadeia polipeptídica. No entanto, são conhecidos casos em que as subunidades consistem de duas cadeias polipeptídicas. É o caso, p. ex., das L. de *Viciae*, em que cada subunidade é composta por uma cadeia α (5 a 7 kDa) e uma cadeia β (15 a 19 kDa), e da concanavalina A de *Canavalia ensiformis*, que é constituída por uma mistura de subunidades, algumas formadas por uma única e intacta cadeia polipeptídica com 237 resíduos de aminoácidos e outras fragmentadas, em que a mesma cadeia polipeptídica é cortada em dois pedaços entre os resíduos 118 e 119.

As L. das leguminosas são sintetizadas sob a forma de prolectinas no retículo endoplasmático, local em que a sequência sinal (composta por 20 a 30 resíduos de aminoácidos) é removida. A *N*-glicosilação e outras modificações (incluindo alterações nos hidratos de carbono e/ou processamento proteolítico) que ocorrem durante ou após a tradução têm lugar no aparelho de Golgi.

g) Animais invertebrados — Têm sido descritas numerosas L. em animais invertebrados, muitas das quais foram isoladas da hemolinfa ou dos órgãos sexuais de moluscos e artrópodes.

h) Animais superiores — Os animais produzem uma variedade de L., que ocorrem quer ligadas a membranas quer em forma solúvel, muitas das quais estão envolvidas em processos de reconhecimento celular. Estas L. estão implicadas na ligação, absorção e morte de células, na diferenciação e formação de órgãos, na migração de linfócitos e na metástase. P. ex., uma L. específica para a galactose e *N*-acetilgalactosamina está presente em hepatócitos, tendo aparentemente

como função a remoção de glicoproteínas do sistema circulatório. Esta L. é oligomérica, sendo composta por dois tipos de subunidades (40 e 48 kDa). Está inserida na membrana celular por meio de uma região hidrofóbica, encontrando-se o domínio de ligação ao hidrato de carbono na superfície exterior da célula. Uma L., presente na superfície celular de macrófagos activados é específica para a galactose e *N*-acetilgalactosamina e parece ser responsável pela capacidade que estas células manifestam em distinguir e matar células de tumores de células normais. Outra L. dos macrófagos, específica para a manose e *N*-acetilglucosamina, medeia a ligação (e subsequente fagocitose) a microrganismos que contêm os açúcares complementares. *Função* — Pouco é conhecido acerca das funções fisiológicas desempenhadas pelas L. Contudo, estas proteínas são de grande utilidade quando utilizadas como reagentes em estudos biológicos. As L. ocorrem com alguma frequência na superfície das células e em partículas intracelulares. Algumas L. encontram-se ligadas a membranas, participando na absorção selectiva de glicoproteínas para o interior das células e no seu transporte intracelular.

Não é conhecida a função fisiológica das L. de origem vegetal. Tem sido sugerido que podem estar envolvidas na promoção da infecção dos pêlos radiculares das leguminosas por bactérias do género *Rhizobium*, i. é, podem servir de mediador na simbiose que ocorre entre os microrganismos fixadores de azoto e as plantas leguminosas. A hipótese da mediação simbiótica baseia-se na observação de que uma dada L. se liga de modo específico à correspondente espécie de *Rhizobium* e não às bactérias que são simbiontes de outra espécie. Contudo, esta correlação nem sempre foi observada. No entanto, experiências mais recentes demonstraram que raízes de *Trifolium subterraneum* transformadas com o gene da L. de *Pisum sativum* são noduladas não só pelo simbiote homólogo (o específico de *T. subterraneum*) mas também pelo simbiote específico de *P. sativum*.

A localização intracelular nos corpos proteicos, o padrão de acumulação e de desaparecimento das L. durante a formação e a germinação das sementes de leguminosas, que é semelhante ao das proteínas de reserva, bem como a sua grande abundância naqueles órgãos, sugere que elas podem desempenhar um papel a nível da maturação ou germinação das sementes ou na manutenção da sua dormência. Algumas funções têm sido propostas neste contexto, incluindo uma função de proteína de reserva ou de empacotamento e mobilização dos materiais de reserva. Poderão também funcionar como agentes mitogénicos das células do embrião vegetal.

Tem também sido sugerido que as L. estão implicadas nos mecanismos de defesa das plantas, por inibição do desenvolvimento de microrganismos patogénicos, protegendo as plantas do ataque de bactérias, fungos e vírus durante a imbibição das sementes, germinação e fases iniciais do crescimento das plântulas.

Outras funções sugeridas incluem protecção das plantas de predadores animais, função como receptores de elicitores que estimulem a acumulação de fitoalexinas, função como enzimas es-

pecíficas para hidratos de carbono ou papéis na extensão da parede celular, reconhecimento celular, regulação do crescimento e transporte de hidratos de carbono.

Algumas das actividades atribuídas às L. das plantas incluem aglutinação de células, acção mitogénica sobre os linfócitos, estímulo dos leucócitos humanos na produção de γ -interferão, morte de numerosos tipos de células, adesão de células a substratos, estímulo da libertação de histamina em determinadas células e inibição do crescimento de fungos.

As L. dos animais vertebrados parecem desempenhar funções relacionadas com o desenvolvimento. Algumas têm papéis na endocitose mediada por receptores.

As L. (como é o caso, p. ex., da concanavalina A) têm grande aplicação na pesquisa biológica e médica, sendo usadas como ferramentas bioquímicas em muitas áreas da investigação científica, como seja na análise de hidratos de carbono, no estudo da superfície celular e na indução da transformação de linfócitos. Têm, por isso, aplicação na investigação sobre cancro, imunologia e estudos bioquímicos básicos sobre estrutura de membranas, detecção e purificação de glicoproteínas, identificação de células, histologia e citoquímica. A sua aplicação biotecnológica resulta de as L. serem muito estáveis, relativamente fáceis de purificar, facilmente disponíveis, muito específicas para determinados hidratos de carbono e susceptíveis de modificação química e conjugação.

Exemplos — A L. de origem vegetal mais bem conhecida é a concanavalina A (Con A) da planta leguminosa *Canavalia ensiformis*, a qual foi primeiramente cristalizada em 1919 por J. B. Summer. Esta L. constitui 2,5% a 3% do peso da semente. A Con A apresenta um tipo de processamento ou maturação fora do vulgar. Trata-se de um tetrâmero composto por subunidades de 27,5 kDa. Esta proteína exhibe uma semelhança máxima na sequência de resíduos de aminoácidos se comparada com a da lentilha, soja e fava quando o seu terminal N é alinhado próximo do centro das sequências das outras L. Isto resulta do percurso da Con A sofrer um processo de transpeptidação durante o processamento da L.

Embora a Con A não seja uma glicoproteína, ela é sintetizada sob a forma de um precursor glicosilado composto por 290 resíduos de aminoácidos. Durante o processamento, os resíduos de hidratos de carbono são removidos, seguindo-se a excisão de um péptido de 15 resíduos de aminoácidos (resíduos 119 a 133) ao qual se encontrava ligado o hidrato de carbono. Os dois fragmentos polipeptídicos restantes (resíduos de aminoácidos 1 a 118 e 134 a 252) são subsequentemente unidos covalentemente, por transpeptidação, para formar o polipéptido nativo, em que o alinhamento dos resíduos 1 a 118 e 134 a 252 é invertido relativamente à sua posição no precursor.

A concanavalina A forma precipitados com numerosas glicoproteínas e polissacáridos que contenham resíduos terminais múltiplos não-redutores de α -D-glucopiranosilo, α -D-manopiranosilo, β -D-frutofuranosilo ou α -D-arabinofuranosilo, o que inclui glucanas (p. ex.: glicogénio, amilo-

pectina e dextranas), mananas e fosfomananas de leveduras e sintéticas, frutanas (como as levanas de origem vegetal ou bacteriana) e arabinogalactanas de micobactérias.

A concanavalina A é tóxica para animais e apresenta a capacidade de aglutinar células de embriões, espermatozoides e vírus; exhibe actividade mitogénica e estimula a migração de células de tumores.

Outros exemplos de L. bem conhecidas de origem vegetal são as aglutininas de germe de trigo (WGA, do Inglês «Wheat germ agglutinins»), feijão-verde, rícino e batateira. Foram descritas L. que são idênticas à WGA do ponto de vista imunológico em mais de 90 membros da família das gramíneas. Tem também sido detectados níveis elevados de homologia entre as L. de diferentes espécies de leguminosas.

R. BOAVIDA FERREIRA

BIBL.: N. Sharon e H. Lis, «Lectins: cell-agglutinating and sugar specific proteins», em *Science*, 177, 949-959, 1972; id., «Plant lectins as molecules and as tools», em *Annual Review of Biochemistry*, 55, 35-67, 1986; id., «Lectins as cell recognition molecules», em *Science*, 246, 227-234, 1989; id., «Legume lectins — a long family of homologous proteins», em *The FASEB Journal*, 4, 3198-3208; M. E. Etzler, «Plant lectins: molecular and Biological aspects», em *Annual Review of Plant Physiology*, 36, 209-234, 1985; P. F. Zatta e R. D. Cummings, «Lectins and their uses as biotechnological tools», em *Biochemical Education*, 20, 2-9, 1992.

Lectio — Escolástica

Lectio Divina — REL. Para os autores anteriores ao séc. XII, estas palavras designam quase sempre a leitura meditada da Bíblia em ordem à penetração dos mistérios divinos, à contemplação das realidades sobrenaturais e à oração. Praticava-se nos meios monásticos e ascéticos desde a Antiguidade, sem qualquer pretensão intelectual; todavia, foi também nelas que se baseou a reflexão teológica dos Santos Padres da Igreja. Isto explica o apreço que os monges da Idade Média tinham por elas e em particular pelos mais calorosos, Orígenes, Agostinho e Gregório Magno. Com efeito, depois das invasões dos bárbaros quase só os monges praticavam a L. D. Estava prevista nas regras monásticas do Ocidente e do Oriente. As do Ocidente, no séc. VI, consagravam-lhe duas ou três horas por dia. A diminuição do nível cultural na Igreja na época bárbara levou a considerá-las como uma actividade penosa, mas a que os monges se consagravam com uma fé e uma perseverança extraordinárias. Por meio delas tentavam perscrutar os diversos sentidos da Escola (histórico, alegórico, tropológico e anagógico), com auxílio dos comentários patrísticos dos autores que já mencionámos e ainda de S. Jerónimo, e mais tarde com o auxílio dos autores da época carolíngia que sistematizaram as regras da interpretação bíblica, em particular Rábano Mauro.

Com o desenvolvimento intelectual do séc. XII, a L. D. passou a servir em alguns meios, sobretudo entre os Cónegos Regrantes de S. Victor de Paris, como meio para uma elaboração intelectual mais larga dos dados da fé, sem todavia deixar de se dirigir, em última análise, para a oração e a contemplação. Os problemas de interpretação bíblica que nos mosteiros davam