

Article original

Pharmacognosie

La thérapie par les plantes en Afrique : activités immunostimulantes des polysaccharides de la paroi végétale

S.A. Angone¹, E. Nguema-Ona², A. Driouich³

¹Institut de pharmacopée et de médecine traditionnelle (IPHAMETRA), BP 1935 Libreville, Gabon

²Institute for Wine Biotechnology, Faculty of AgriSciences, Stellenbosch University, Private Bag X1 7602, Matieland, South Africa

³Laboratoire glycobiologie et matrice extracellulaire végétale, UPRES EA 4358, IFRMP23, université de Rouen, F-76821 Mont-Saint-Aignan cedex, France

Correspondance : sophie.aboughe@gmail.com

Résumé : Dans cette revue, nous mettons en avant le potentiel thérapeutique des polysaccharides isolés à partir des parois végétales des plantes médicinales africaines. In vivo, la paroi végétale joue un rôle important dans le contrôle de la physiologie de la plante (croissance cellulaire, mécanismes de défense de la plante, morphologie de la plante). Principalement composée de polysaccharides comme la cellulose, les hémicelluloses ou de pectines, la relation entre la structure chimique de ces polysaccharides et leurs fonctions biologiques a fait l'objet de très nombreuses études. Des extraits de ces parois, principalement polysaccharidiques, isolés à partir de plantes sont également couramment utilisés comme « remède traditionnel » en Afrique. Dans cette revue, nous présentons quelques plantes médicinales africaines pour lesquelles la structure chimique de certains extraits polysaccharidiques, présentant souvent une activité immunomodulatoire, a été déterminée. Ce type d'étude et d'approche, encore marginale, gagnerait à être généralisé aux autres plantes médicinales africaines jusqu'alors peu étudiées. Cette propriété immunomodulatoire de certains extraits polysaccharidiques pourrait constituer un complément thérapeutique de choix chez des patients immunodéprimés ou immunodéficients.

Mots clés : Polysaccharides – Plantes médicinales – Immunomodulatoire – Hémicelluloses – Pectines – Immunodéficient – Structure des polysaccharides et fonctions biologiques

Plant therapy in Africa: immunostimulatory activity of cell wall polysaccharides

Abstract: This review article aims to draw attention to therapeutic potential of plant cell wall polysaccharides isolated from African medicinal plants. Plant cell wall, or plant cell extracellular compartment, consists on various polysaccharides having different chemical structures. Among these polysaccharides, cellulose, hemicelluloses and pectin polysaccharides are the predominant ones, and play an important role in controlling

several biological processes like cell growth and morphogenesis, or defense mechanisms. The structure-function relationship of plant cell wall polysaccharides have been extensively studied, regarding their in vivo biological functions. Here, we have partially described the chemical structure of several biologically active hemicelluloses or pectin polysaccharides extracts, isolated from different African medicinal plants. It appears that these polysaccharides taken individually are able to modulate the activity of the mammal immune system in different manner, providing an interesting complementary therapy to immune deficient patients for instance. Further investigations on cell wall polysaccharide structure-biological activity relationship of the numerous unexplored medicinal plants are therefore strongly suggested.

Keywords: Polysaccharides – Medicinal plants – Immunomodulator – Hemicelluloses – Pectins – Immune-deficient – Structure of polysaccharides and biological function

Introduction

La paroi végétale est une matrice extracellulaire qui délimite chaque cellule végétale. C'est un ensemble hétérogène de polysaccharides (cellulose, pectines et hémicelluloses) et de glycoprotéines ayant des structures et des compositions osidiques différentes. La structure et la composition de ces polysaccharides déterminent les nombreuses fonctions *in planta* de la paroi [1,2,25,28,29,38]. Ces polysaccharides pariétaux peuvent être neutres ou acides, linéaires ou ramifiés par des chaînes oligosaccharidiques, ou encore substitués par des groupes méthyles ou acétyles [20,24]. Les polysaccharides neutres sont représentés par les arabinogalactanes (AG), les arabinanes, les galactanes. Ces structures peuvent se retrouver associées à des glycoprotéines (AG-protéines), à un type particulier de pectine (rhamnogalacturonane-I [RG-I]) ou encore présentes sous forme libre dans des extraits solubles. Les

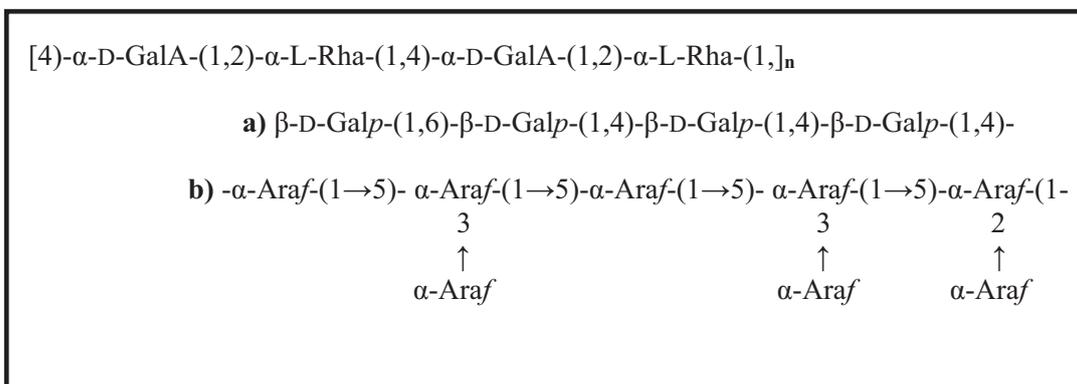


Figure 2. Chaîne principale du rhamnogalacturonane-I avec des chaînes latérales a) de galactanes, b) d'arabinanes [24]

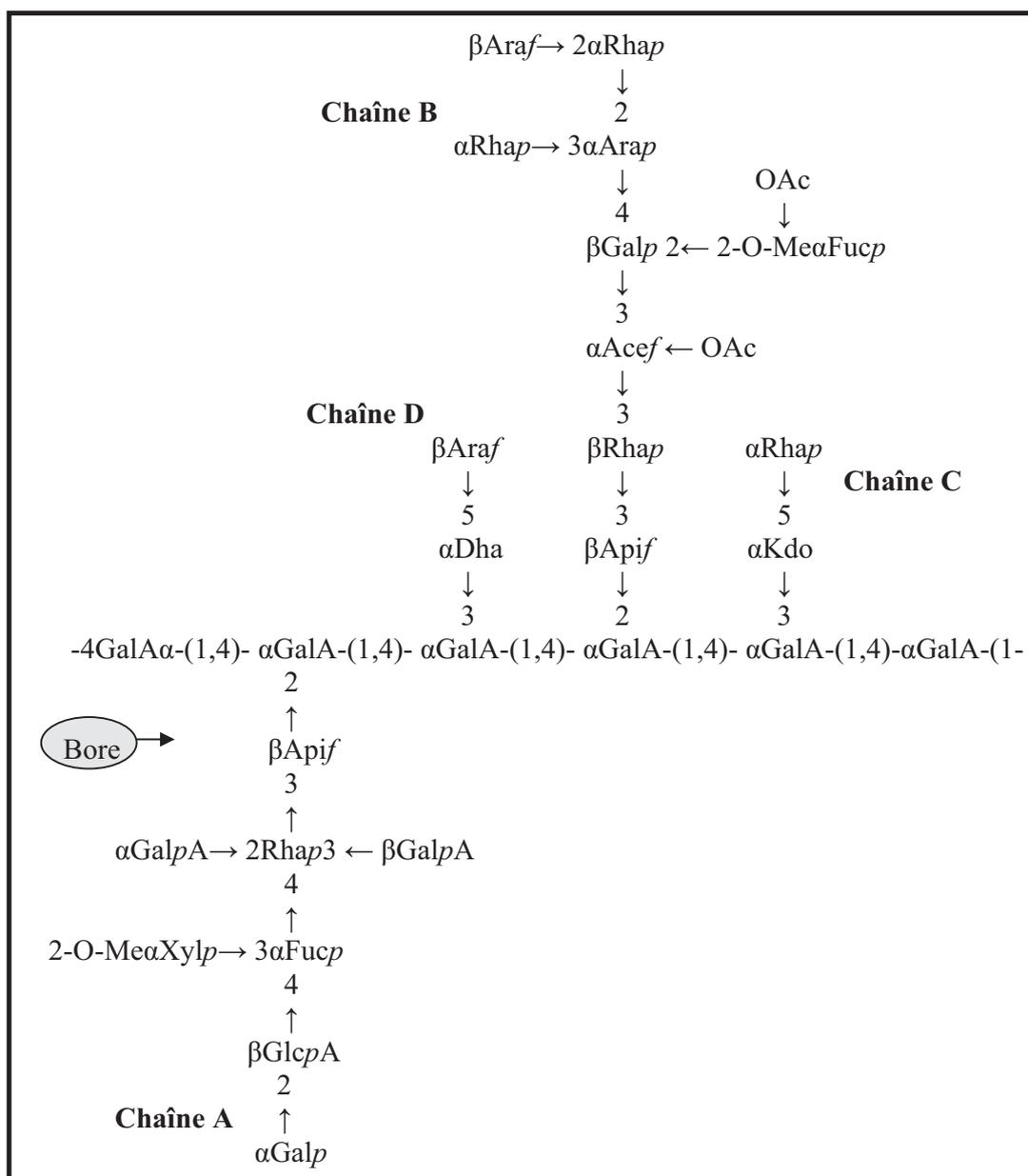


Figure 3. Structure du rhamnogalacturonane-II [24], constituée d'une chaîne principale d'acide homogalacturonique, portant différentes chaînes latérales (A, B, C et D). Le résidu apiose, situé sur la chaîne A, est impliqué dans la dimérisation du RG-II via un atome de bore

actives enrichies en RG-I avec les chaînes latérales d'AG-II. Il en est de même de *Vernonia kotschyana* Sch.Bip.ex Walp (Asteraceae), une plante africaine dont les racines sont utilisées au Mali pour les traitements gastro-intestinaux et des blessures. Les polysaccharides extraits à l'eau chaude de cette plante présentent une activité sur le système du complément [26]. L'analyse de cette fraction montre que les polysaccharides constitutifs sont des RG-I composés de chaînes latérales d'AG-I et d'AG-II (Figs. 4,5) [26]. Les mêmes études sur *Glinus oppositifolius* (L.) Aug. DC (Aizoaceae), une plante ouest-africaine, montrent que les fractions polysaccharidiques issues de celle-ci, en particulier la fraction qui contient les RG-I, présentent des effets sur le système du complément et sur la prolifération des lymphocytes B. Deux fractions pectiques (GOA1 et GOA2) sont isolées par différentes méthodes chromatographiques, la fraction GOA1 contient les AG-I et II, et la fraction GOA2 contient les RG-I avec les chaînes latérales d'AG-II [16,17]. L'analyse des polysaccharides pectiques acides issus des plantes africaines utilisées en médecine traditionnelle montre que ces polysaccharides présentent bien des activités biologiques sur le système immunitaire.

Activité immunologique des pectines neutres

Comme nous l'avons signalé dans le chapitre introductif, les pectines neutres sont composées d'arabinanes, d'AG et de galactanes. Les chaînes d'AG existent sous deux formes : les AG-I sont des chaînes de β -1,4 galactane sur lesquelles des résidus arabinoses se lient en position 3 ; les AG-II sont des ramifications des pectines de type RG-I. Elles consistent en des chaînes de galactane lié en β -1,3 ou encore en β -1,6. Les AG-II sont hautement liés aux unités d'arabinofuranoses et réagissent en présence du réactif de Yariv, les AG-II sont souvent associés à des AG-protéines [31,35]. Plusieurs travaux montrent que les pectines neutres qui ont souvent une haute activité biologique proviennent souvent des plantes utilisées en médecine traditionnelle. Concernant les plantes africaines, les travaux de Diallo et al. [9] sur l'extraction par l'eau chaude et par séparation de chromatographie échangeuse d'anion, des polysaccharides des racines d'*Entada africana* Guill. et Perr. (Mimosaceae) montrent que ces polysaccharides sont des AG-I et II et présentent une activité biologique sur le système du complément. Les travaux sur *Biophytum petersianum* Klotzsch (Oxalidaceae), une plante

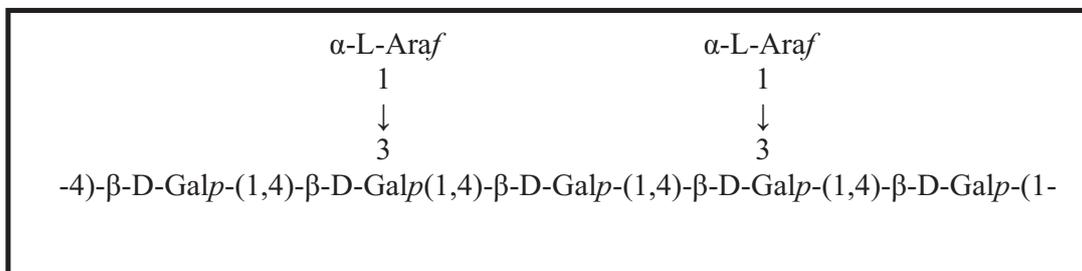


Figure 4. Structure de l'arabinogalactane-I [24]

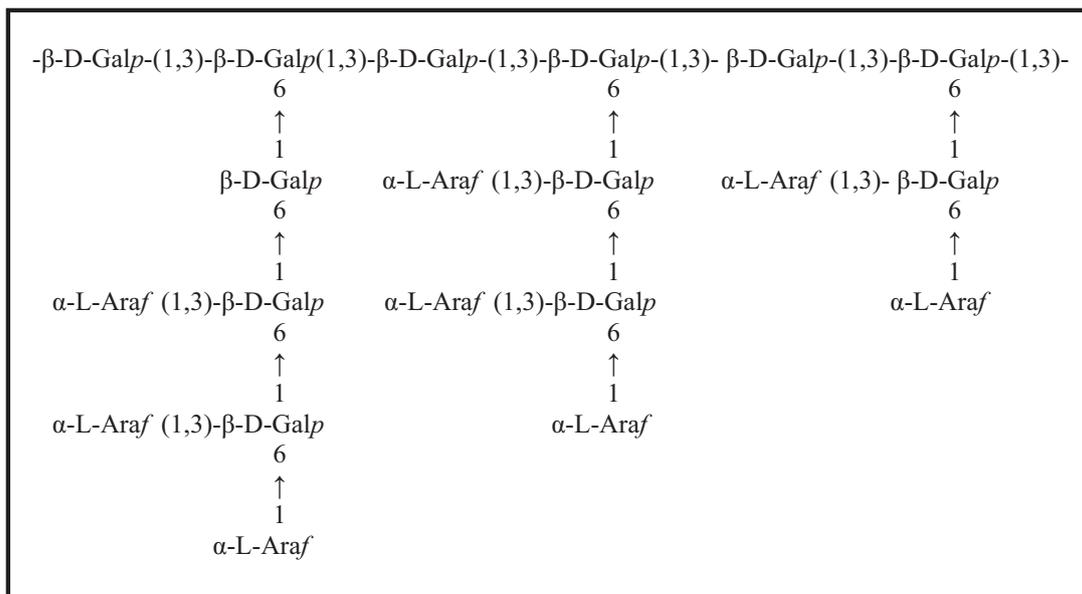


Figure 5. Structure de l'arabinogalactane-II [24]

médicinale du Mali et utilisée pour plusieurs maladies telles que l'inflammation, la fièvre, le paludisme, les maux de tête et les blessures, montrent que les deux polysaccharides AG-I et II (probablement liés au squelette du RG) isolés de la partie aérienne de cette plante présentent une activité immunomodulatrice qui stimulerait les leucocytes, les macrophages et les cellules dendritiques. Ces polysaccharides induisent aussi une légère activité sur les cellules T, B et les NK *natural killers* [18]. Les AG-I et II présents dans la fraction GOA₁ de *Glinus oppositifolius* (L.) Aug. DC présentent aussi une activité biologique sur le système du complément et sur la prolifération des lymphocytes B. Il en est de même des AG-I et II de *Vernonia kotschyana* Sch.Bip.ex Walp qui présentent des activités d'immunomodulation et sur le système du complément [26]. Les fractions polysaccharidiques des feuilles de *Opilia celtidifolia* Guill. & Perr. Endl. ex Walp (Opiliaceae) isolées à 50 °C, par gel de filtration et par chromatographie échangeuse d'anion montrent que les polysaccharides bioactifs contiennent une grande quantité d'AG-II [35]. Ces polysaccharides présentent une forte activité sur le système du complément. Dans cette partie, l'analyse des polysaccharides pectiques neutres issus des plantes africaines montre bien que ces polysaccharides présentent aussi des activités biologiques sur le système immunitaire.

Les légères différences structurales qui ont une incidence sur l'activité biologique

La relation entre la structure et l'activité biologique des polysaccharides pectiques est proposée pour la première fois par Yamada et al. [42] sur l'étude des polysaccharides pectiques de *Bupleurum falcatum* L., une plante japonaise utilisée en médecine traditionnelle pour les hépatites chroniques et les maladies auto-immunes. Les polysaccharides RG-I de *Bupleurum falcatum* ont des effets sur le système du complément, sur l'activité anti-ulcère et la régulation de l'activité des récepteurs FC des macrophages. Les auteurs montrent que le motif actif caractérisé des RG-I de *Bupleurum falcatum* serait les oligosaccharides β -D-4-O-méthyl-GlcpA ou β -D-GlcpA-1,6- β -D-Galp- β -D-1,6- β -D-Galp. Mais la structure qui aurait des effets importants sur le système du complément serait plus probablement des complexes d'oligomères de galactanes composés des chaînes distinctes de 1,3 et 1,6-galactose, avec des endroits où les branches seraient de nature 1,3,6 [31]. Inngjerdingen et al. [17], avec la caractérisation des polysaccharides pectiques de *Glinus oppositifolius*, montrent aussi que le motif actif caractérisé des polysaccharides pectiques de *Glinus oppositifolius* serait une chaîne galactosyl contenant GlcA terminal ou un 4-O-Me-GlcA qui sont substitués aux chaînes 1,3-galactosyl et se lient aux récepteurs des lymphocytes B, induisant ainsi la prolifération des lymphocytes B [31]. Plusieurs travaux montrent aussi que l'activité biologique des pectines sur le système immunitaire serait essentiellement liée aux chaînes latérales des RG-I [7,27].

Activité immunostimulante associée aux hémicelluloses

Les hémicelluloses comptent jusqu'à 50 % de la biomasse des plantes annuelles et pérennes. Elles ont émergé comme immense ressource renouvelable des biopolymères [13]. Il y a une grande variété de types structuraux d'hémicelluloses, elles sont divisées en quatre groupes : xylanes, mannanes, β -glucanes mixtes et xyloglucanes. Les xylanes sont les principaux composés hémicellulosiques de la paroi secondaire, ils représentent environ 20–30 % de biomasse des plantes dicotylédones [13,21]. Les polysaccharides de types mannanes sont divisés en galactomannanes et glucomannanes. Ils sont constitués de chaînes linéaires de β -1,4-D-mannose, et peuvent être substitués par des résidus de galactose formant ainsi les galactomannanes ou par des résidus glucose, donnant les glucomannanes [5]. Ce sont des molécules présentes dans les graines de légumineuses, où ils jouent un rôle de réserve ou d'absorption et de rétention d'eau. Quant aux β -glucanes mixtes [(1,3; 1,4)- β -D-glucanes], ce sont des composés hémicellulosiques présents dans les parois cellulaires des plantes monocotylédones. Les β -glucanes sont des polysaccharides largement présents dans les parois des céréales et d'autres graminées [13]. L'hémicellulose majoritaire de la paroi primaire dans les plantes supérieures dicotylédones est le xyloglucane (XyG), il est synthétisé dans l'appareil de Golgi [11,20,33] et est structurellement homologue à la cellulose à cause de la chaîne linéaire qui est composée de résidus β -1,4-D-glucose et sur laquelle viennent se greffer de courtes chaînes latérales de xylose, de xylose-galactose, de xylose-galactose-fucose ou d'arabinose (Fig. 6). La variabilité structurale du XyG est fonction des espèces végétales.

À ce jour, les études réalisées sur les polysaccharides montrent que les polysaccharides pectiques sont plus étudiés que les polysaccharides hémicellulosiques. Quelques études faites sur les polymères cités ci-dessus et isolés de plusieurs plantes utilisées en médecine traditionnelle présentent des activités biologiques sur le système du complément, les activités d'immunomodulation, d'immunostimulation, etc.

Dans cette partie, nous présentons quelques études réalisées sur l'activité biologique de quelques polysaccharides hémicellulosiques neutres et acides issus des plantes médicinales africaines.

Activité immunologique des hémicelluloses neutres

Tamarindus indica, le tamarinier ou tamarin, est un arbre originaire d'Afrique de l'Est qui s'est répandu dans de nombreuses régions tropicales. C'est un arbre pouvant atteindre plus de 20 m de hauteur. Les fruits du tamarinier sont des gousses à pulpe comestible. Lanhers et al. [19] ont montré que les xyloglucanes extraits des grains de tamarin ont plusieurs activités biologiques telles que l'effet inhibiteur sur les cellules de la famille des polyomavirus (BK) et sur l'activité immunomodulatrice. Elles ont aussi des activités biologiques sur la prolifération des cytokines dans différentes lignées des cellules de la peau [12].

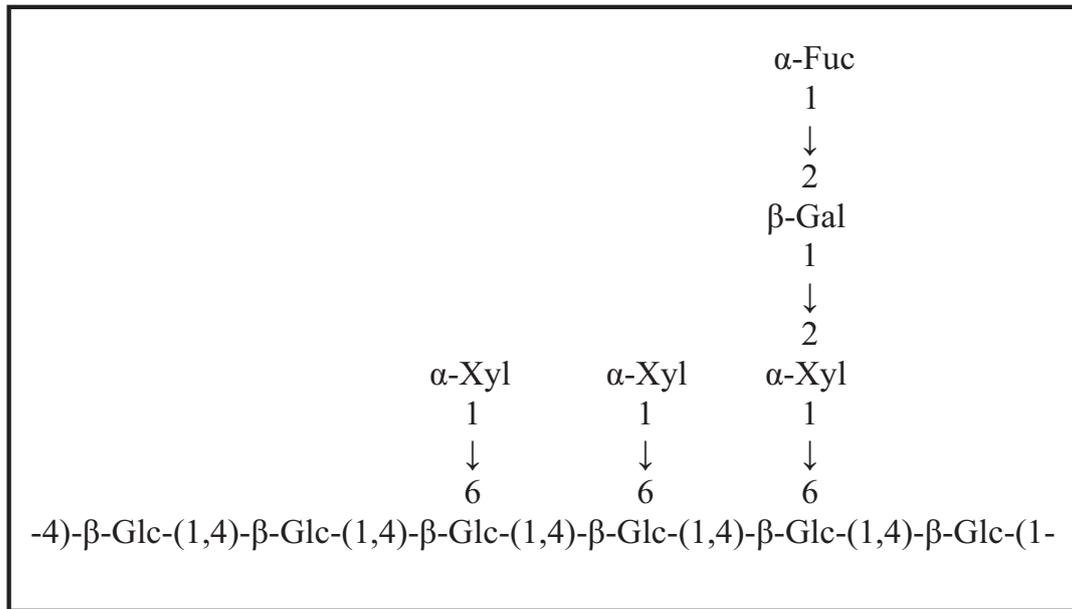


Figure 6. Structure du xyloglucane, constituée d'une chaîne de β -1,4-D-glucose et de courtes chaînes latérales de α -1,6-D-xylose, β -1,2-D-galactose et α -1,2-D-fucose

Selon la littérature faite sur l'activité biologique des polysaccharides hémicellulosiques, beaucoup de plantes médicinales africaines n'ont pas fait l'objet d'étude.

Activité immunologique des hémicelluloses acides

Le travail que nous pouvons citer est celui d'Aboughe-Angone et al. (thèse de doctorat), données non publiées, qui montre que les polysaccharides (fraction riche en xylanes acides [1]) de *Fleurya aestuans* (Linnaeus) Miquel., une plante gabonaise utilisée en médecine traditionnelle pour ses propriétés antipyrétiques, diurétiques, cicatrisantes, présentent une activité biologique immunostimulante détectable des lymphocytes B en présence du *Staphylococcus aureus* Cowan A. Les tests sont effectués sur des cellules sanguines humaines à différentes concentrations de polysaccharides utilisées (1, 10, 50 et 100 μ g/ml), les résultats obtenus montrent que la prolifération des cellules va de 45 000 à 100 000 (Fig. 7).

En dehors des plantes médicinales africaines sur lesquelles il y a très peu de travaux faits sur l'activité biologique des polysaccharides hémicellulosiques, quelques travaux sur d'autres plantes comme *Plantago major* L. (Plantaginaceae) dont le complexe hétéroxylane présente une activité anticcomplémentaire [34] ou *Plantago asiatica* L. dont les graines contiennent les xylanes acides qui ont une activité sur le système du complément [23,34,41,42] ont fait l'objet d'étude biologique. Il en est de même des galactomannanes extraits de fenugrec (*Trigonella foenum-graecum* L.) qui présentent les activités immunostimulantes [32] où des β -glucanes extraits des tiges de *Costus spicatus* (Costaceae) qui ont des propriétés biologiques sur l'activité

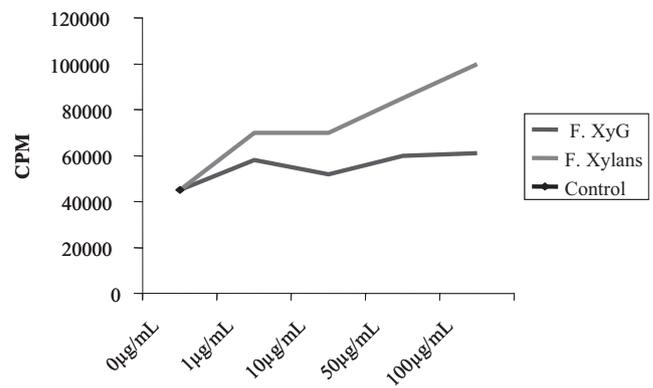


Figure 7. Augmentation de la radioactivité (CPM) dans les cellules (lymphocytes B). Cela indique la prolifération des cellules induite par des polysaccharides hémicellulosiques de la fraction soluble (F. XyG) et insoluble (F. xylanes) de *Fleurya aestuans*

immunomodulatrice [8,40]. En Norvège, les feuilles de *Plantago major* L. sont utilisées en médecine traditionnelle comme un remède pour des lésions cutanées, et les graines sont utilisées comme laxatifs à cause du mucilage contenu au niveau de l'enveloppe de ces graines. Les polysaccharides sont isolés des graines de *Plantago major* L. par extraction à l'eau et fractionnés par chromatographie d'échange d'anion et chromatographie d'exclusion. Les méthodes de chimie analytique montrent que les polysaccharides isolés sont des hétéroxylanes dont la chaîne principale est constituée de 1,4- β -D-Xylp avec de courtes chaînes latérales de 1,4- β -D-Xylp en position 2 et 3. On trouve aussi d'autres chaînes latérales dont la structure est β -D-Xylp, α -L-Araf, α -L-Araf 1 \rightarrow 3- β -D-Xylp et α -D-GlcpA1 \rightarrow 3 α -L-Araf ou

encore de type 1,4- α -D-GalpA, 1,2,4-Rhap et 1,3-, 1,6- et 1,3,6-Galp. Les tests biologiques de l'extrait brut contenant ces différents hétéroxylyanes présentent une grande activité anticcomplémentaire (90 %) à une concentration de 750 μ g/ml [34].

Le fenugrec (Leguminosae) est une herbe annuelle que l'on trouve en Asie de l'ouest et au sud de l'Europe. Actuellement, cette plante est cultivée en Inde, au Pakistan, en France, en Argentine et en Afrique du Nord. Le fenugrec est utilisé comme aphrodisiaque par les Égyptiens, et avec du miel dans les traitements du rachitisme, du diabète, de la dyspepsie, du rhumatisme, de l'anémie et de la constipation. Il est aussi utilisé comme expectorant dans les pratiques vétérinaires [6]. La fraction galactomannane de fenugrec extraite à l'eau froide (CWEP) et celle extraite par des solvants alcalins (AEFP) montrent une activation de phagocytose par les macrophages péritonéaux de rat. L'extrait AEFP présente une activité supérieure stimulant la phagocytose, à celle de la fraction CWEP. Le minimum d'activité exprimée pour l'AEFP est de 25 % à 30 μ g/ml et le maximum est de 40 % à 10 μ g/m, alors que le CWEP montre un minimum d'activation de 8,3 % à 30 μ g/ml et un maximum de 21 % à 3 μ g/ml [32].

L'analyse de quelques polysaccharides hémicellulosiques montre bien que ces polysaccharides présentent aussi des activités biologiques sur le système immunitaire.

Conclusion

Selon la littérature et dans ce chapitre, plusieurs revues ont montré que les polysaccharides pectiques et hémicellulosiques peuvent être une source importante des substances biologiquement actives. Selon la littérature également, beaucoup de revues ont montré aussi que les polysaccharides pectiques présentent des activités importantes sur le système immunitaire, tandis que les études sur les polysaccharides hémicellulosiques sont moins importantes. Il est également intéressant de noter que la plupart des plantes utilisées pour isoler des polysaccharides bioactifs sont les plantes utilisées en médecine traditionnelle pour combattre plusieurs maladies. Comme nous l'avons aussi souligné en introduction, toutes ces données montrent bien que le mécanisme d'action des polysaccharides à effet immunostimulant est connu. L'augmentation de l'immunité par les polysaccharides immunostimulants permet de lutter contre les infections opportunistes dans les situations, comme le sida, qui fragilise le système immunitaire. Elle peut aussi permettre aux personnes souffrant de cancer de mieux supporter la chimiothérapie. On connaît par exemple les effets protecteurs d'Echinacea : augmentation de l'immunité et de la résistance chez les patients soumis à la chimiothérapie ou à des irradiations du sein [15]. Les polysaccharides actuellement pourraient être un potentiel important pour leur utilisation en milieu médical. Comme Block et Mead [4], il est permis de penser que l'absence de la toxicité au niveau des polysaccharides est un aspect important pour leur

utilisation médicale. Nous avons aussi constaté selon la littérature que des polysaccharides hémicellulosiques sont moins travaillés, en particulier ceux qui résultent des plantes médicinales africaines. Il serait intéressant d'identifier, de caractériser et d'évaluer de nouveaux polysaccharides des plantes médicinales africaines. Cela permettra d'encourager davantage de recherches dans le développement des procédés d'isolement et de purification des sources naturelles et le développement des outils analytiques pour la caractérisation structurale des hémicelluloses et de leurs dérivés. L'identification, la caractérisation et l'évaluation de nouveaux polysaccharides des plantes médicinales africaines sont devenues un défi. Il est essentiel d'obtenir des informations détaillées sur la structure chimique de telles molécules avant n'importe quelle recherche sur leurs activités biologiques.

Remerciements

Nos remerciements vont à l'endroit de toutes les personnes qui ont participé à la réalisation de cet article. Remerciement pour l'université de Rouen et le gouvernement gabonais pour leur soutien aux études faites par SAA au laboratoire rouennais.

Bibliographie

1. Aboughe-Angone S, Bardor M, Nguema-Ona E, et al. (2009) Structural characterization of cell wall polysaccharides from two plant species endemic to central Africa, *Fleurya aestuans* and *Phragmites capitata*. *Carbohydr Pol* 75: 104–9
2. Andème-Onzighi C, Sivaguru M, Judy-March J, et al. (2002) The reb1-1 mutation of Arabidopsis alters the morphology of trichoblasts, the expression of arabinogalactan-proteins and the organisation of cortical microtubules. *Planta* 215: 949–58
3. Beutler B (2004) Innate immunity: an overview. *Mol Immunol* 40: 845–59
4. Block KI, Mead MN (2003) Immune system effects of Echinacea, ginseng and astragalus: a review. *Integr Can Ther* 2: 247–67
5. Brett C, Waldron K (1990) Physiology and biochemistry of plant cell walls. *Topics in Plant Physiol* 2. Unwin Hyman ISBN: 0-04-581034-6: 1–32 [[merci de vérifier la référence]]
6. Charalambous G (1994) Spices, herbs and edible fungi, Amsterdam, the Netherlands: Elsevier Science
7. Currier NL, Lejtenyi D, Miller SC (2003) Effect over time of in vivo administration of the polysaccharide arabinogalactan on immune and hemopoietic cell lineages in murine spleen and bone marrow. *Phytomed* 10: 145–53
8. da Silva BP, Parente JP (2003) Bioactive polysaccharides from *Costus spicatus*. *Carbohydr Pol* 51: 239–42
9. Diallo D, Berit SP, Torun HAL, Terje EM (2001) Polysaccharides from the roots of *Entada africana* Guill. et Perr., Mimosaceae, with complement fixing activity. *J Ethnopharm* 74: 159–71
10. Diallo D, Berit SP, Torun HAL, Terje EM (2003) The Malian medicinal plant *Trichilia emetica*, studies on polysaccharides with complement fixing ability. *J Ethnopharm* 84: 279–87
11. Driouich A, Faye L, Staehelin LA (1993b) The plant *Golgi apparatus*: a factory for complex polysaccharides and glycoproteins. *Trends Biochem Sci* 18: 210–4
12. Ebringerová A, Kardošová A, Hromádková Z, et al. (2002) Immunomodulatory activity of acidic xylans in relation to their structural and molecular properties. *Int J Biol Macromol* 30: 1–6

13. Ebringerová A, Hromádková Z, Heinze T (2005) Hemicellulose. *Ad Pol Sci* 186: 1–67
14. Fouche G, Cragg GM, Pillay P, Kolesnikova N, et al. (2008) In vitro anticancer screening of South African plants. *J Ethnopharm* 119: 455–61
15. Goetz P (2004) Les plantes immunostimulantes adjuvantes de la thérapeutique antitumorale. *Phytot* 6: 180–2
16. Inngjerdingen KT, Debes SC, Inngjerdingen M, et al. (2005) *Bioactive pectic polysaccharides from Glinus oppositifolius* (L.) Aug. DC., a Malian medicinal plant, isolation and partial characterization. *J Ethnopharm* 101: 204–14
17. Inngjerdingen KT, Patel TR, Chen X, et al. (2007) Immunological and structural properties of a pectic polymer from *Glinus oppositifolius*. *Glycobiol* 17: 1299–310
18. Inngjerdingen M, Inngjerdingen KT, Patel TR, et al. (2008) Pectic polysaccharides from *Biophytum petersianum* Klotzsch, and their activation of macrophages and dendritic cells. *Glycobiol* 18: 1074–84
19. Lanhers MC, Fleurentin J, Guillemni F (1996) *Tamarindus indica* L. *Ethnopharmacol* 18: 42–57
20. Lerouxel O, Cavalier DM, Liepman AH, Keegstra K (2006) Biosynthesis of plant cell wall polysaccharides — a complex Process. *Cur Op in Plant Biol* 9: 621–30
21. McCartney L, Marcus ES, Knox JP (2005) Monoclonal antibodies to plant cell wall xylans and arabinoxylans. *J Histochem Cytochem* 53: 543–46
22. McGaw LJ, Lall N, Meyer JJM, Eloff JN (2008) The potential of South African plants against *Mycobacterium* infections. *J Ethnopharm* 119: 482–500
23. Michaelsen TE, Gilje A, Samuelsen AB, et al. (2000) Interaction between human complement and a Pectin type polysaccharide fraction, PMII, from the leaves of *Lantago major* L. *Scand J Immunol* 52: 483–90
24. Mohnen D (2008) Pectin structure and biosynthesis. *Cur Op in Plant Biol* 11: 266–277
25. Moore JP, Nguema-Ona E, Chevalier L, et al. (2006) Response of the leaf cell wall to desiccation in the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolius*. *Plant Physiol* 141: 651–62
26. Nergard CS, Diallo D, Michaelsen TE, et al. (2004) Isolation, partial characterisation and immunomodulating activities of polysaccharides from *Vernonia kotschyana* Sch. Bip. ex Walp. *J Ethnopharm* 1: 141–52
27. Nergard CS, Kiyohara H, Reynolds JC, et al. (2005) Structure-immunomodulating activity relationships of a pectic arabinogalactan from *Vernonia kotschyana* Sch. Bip. ex Walp. *Carbohydr Res* 340: 1789–801
28. Nguema-Ona E, Andème-Onzighi C, Aboughe-Angone S, et al. (2006) The reb1-1 Mutation of *Arabidopsis*. Effect on the structure and localization of galactose-containing cell wall Polysaccharides. *Plant Physiol* 140: 1406–17
29. Nguema-Ona E, Bannigan A, Chevalier L, et al. (2007) Disruption of arabinogalactan proteins disorganizes cortical microtubules in the root of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* 52: 240–51
30. Omarsdottir S, Olafsdottir ES, Freysdottir J (2006) Immunomodulating effects of lichen-derived polysaccharides on monocyte-derived dendritic cells. *Int Immunopharm* 6: 1642–50
31. Paulsen BS, Barsett H (2005) Bioactive pectic polysaccharides. *Adv Pol Sci* 186: 69–101
32. Ramesh HP, Yamaki K, Tsushida T (2002) Effect of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) galactomannan fractions on phagocytosis in rat macrophages and on proliferation and IgM secretion in HB4C5 cells. *Carbohydr Pol* 50: 79–83
33. Reiter WD (2002) Biosynthesis and properties of the plant cell wall. *Curr Opin Plant Biol* 5: 536–42
34. Samuelsen BA, Lund I, Djahromi JM, et al. (1999) Structural features and anti-complementary activity of some heteroxylyan polysaccharide fractions from the seeds of *Plantago major* L. *Carbohydr Pol* 38: 133–43
35. Togola A, Inngjerdingen M, Diallo D, et al. (2008) Polysaccharides with complement fixing and macrophage stimulation activity from *Opilia celtidifolia*, isolation and partial characterisation. *J Ethnopharm* 115: 423–31
36. Tshikalange TE, Meyer JJM, Lall N, Muñoz et al. (2008) In vitro anti-HIV-1 properties of ethnobotanically selected South African plants used in the treatment of sexually transmitted diseases. *J Ethnopharm* 119: 478–81
37. van Vuuren SF (2008) Antimicrobial activity of South African medicinal plants. *J Ethnopharm* 119: 462–72
38. Vicré M, Santaella C, Blanchet S, et al. (2005) Root border-like cells of *Arabidopsis*, microscopical characterization and role in the interaction with rhizobacteria. *Plant Physiol* 138: 998–1008
39. Wagner H, Kraus S (2000) In *Bioactive. Carbohydrate polymers. Proc. Phytochem. Soc. of Europe*. BS Paulsen, Ed. Klüwer Academic Publishers 44: 1–176
40. Whittle BA (1964) The use of changes in capillary permeability in mice to distinguish between narcotic and nonnarcotic analgesics. *B J Pharm Chem* 22: 246–53
41. Yamada H, Kiyohara H, Cyong JC, Otsuka Y (1985) Studies of polysaccharides from *Angelica acutiloba* IV. Characterization of anti-complementary activity arabinogalactan from *Angelica acutiloba* Kitagawa. *Mol Immunol* 22: 295–304
42. Yamada H, Nagai T, Cyong JC, Otsuka Y (1986) Relationship between chemical structure and activating potencies of complement by an acidic polysaccharide, plantago-mucilage a, from the seed of *Plantago asiatica*. *Carbohydr Res* 156: 137–45
43. Yamada H, Kiyohara H (1999) Complement activating polysaccharides from medicinal herbs. In: Wagner H (Ed.), *Immunomodulatory agents from plants*. Birkhauser Verlag, Basel, 161–202