



Somsák László–Vágvölgyiné Tóth Marietta

■ Debreceni Egyetem Szerves Kémiai Tanszék | somsak@tigris.unideb.hu

# Az élet megfejtésre váró titkosírása, a szénhidrát kód\*

A világon évente mintegy 200 milliárd tonna biomassza keletkezik [1], melynek közel 75%-át szénhidrátok teszik ki. A legnagyobb arányban a növények vázanyagát alkotó cellulóz és analógjai vannak jelen, de számottevő a növényi tápanyag-raktározást szolgáló keményítő is. A lignin aránya 20% körüli, míg az életjelenségek szempontjából oly fontos nukleinsavak, fehérjék, zsírok, alkaloidok, terpenoidok stb. alkotják a maradék 5%-ot. Közismert a nukleinsavak szerepe a fehérjék szerkezetének kódolásában és szintézisükben.

Hasonlóképpen gazdag ismereteink vannak a szénhidrátok élő szervezetben belüli funkcióiról és átalakulásairól (pl. a glükóz és más cukrok felépítéséről, lebontásáról, részvételükről az energiatermelő és -átalakító folyamatokban, a poliszacharidok szintéziséről és degradációjáról, számos szerzettípusban betöltött kulcsszerepükről stb.) [2].

A szénhidrátok változatos vegyületekké kapcsolódnak össze más molekulatípusokkal is, így alkotva a glikokonjugátumok igen népes csoportját.

A peptidoglikánok, melyekben *N*-acetil-D-glükózaminból (NAG) és *N*-acetilmuraminsavból (NAM) álló poliszacharidláncokat

oligopeptidek kapcsolnak össze, a baktériumok sejtfalának alkotói (**1. ábra**).

A proteoglikánok igen nagy számú glikozaminoglikán (pl. kondroitin-szulfát, keratan-szulfát, hialuronsav stb.) típusú poliszacharidot tartalmazó fehérjék, melyek a sejten kívüli tér és a kötőszövetek fő alkotói számos élő szervezetben. Alapvető szerepük van a szövetek szerkezetének kialakításában, azok integritásának és porozitásának fenntartásában.

A glikoproteinek fehérjék polipeptid-láncához *N*- (*N*-glikán) vagy *O*-glikozidként (*O*-glikán) kapcsolódó oligoszacharido(ka)t tartalmaznak, jellemző szerkezeti elemeik a **2. ábrán** láthatók (a hasonló szerkezetű glikopeptidek között értékes antibiotikumokat találunk).

A glikozilezés a fehérjék bioszintézisét követő folyamatokban valósul meg, ez az egyik leggyakoribb poszttranszlációs módosítás, melynek vázlatos összefoglalása látható a **3. ábrán**, [3] nyomán.

A glikoproteinek cukorrészeinek funkciói igen változatosak [4], melyek közül csak néhányat említünk:

- **Védő funkció:** a glikoproteineken lévő oligoszacharidegységek védik a polipeptidláncot a proteázokkal és antitestekkel szemben.

- **Stabilizáló funkció:** a glikoproteinek oligoszacharidegységei iniciálják a polipeptidek harmadlagos szerkezetének kialakulását az endoplazmatikus retikulumban, valamint biztosítják azok oldékonyságát és a natív konformáció megtartását.

- **Álcázó funkció:** bizonyos monoszacharidegységek kapcsolása, illetve módosítása álcázza, és azáltal védi a sejtet mikroorganizmusokkal, toxinokkal és autoimmun antitestekkel szemben.

- **Szimbiotikus funkció:** bizonyos esetekben oligoszacharidok biztosítják a mikroorganizmusokkal szimbiózisban élő állatok, illetve növények között lévő kölcsönhatást, mint például a bélbaktériumok esetén.

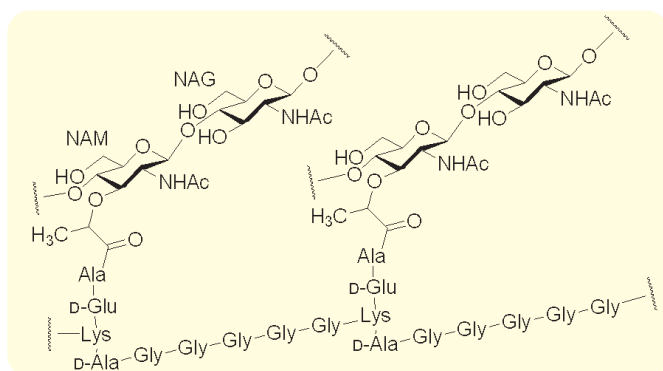
- **Kapcsoló funkció:** egy receptor vagy ligandum glikozilezése, illetve deglikozilezése meghatározza annak biológiai funkcióját, ki- vagy bekapcsolja azt.

- **Szabályozó funkció:** glikozilezés útján a biológiai funkció hangolása.

Valamennyi funkció közül kiemelkedik az információhordozó szerep, ami a sejt felszínre eljutó glikozilezett membránfehérjék (és glikolipidek) sajátossága.

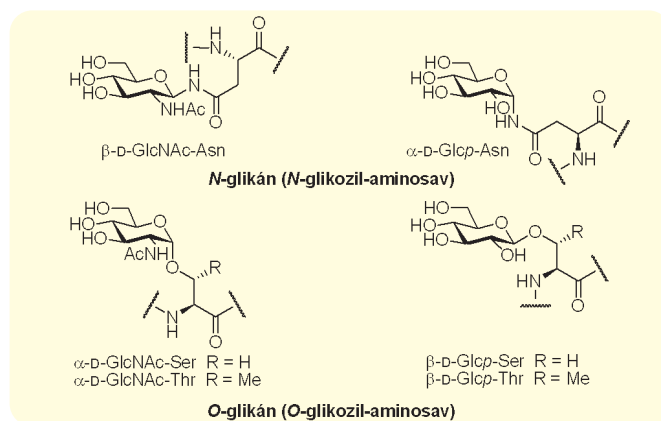
A glikolipidek egyszerű cukrok, illetve oligoszacharidok és zsírsavak glicerinnel, il-

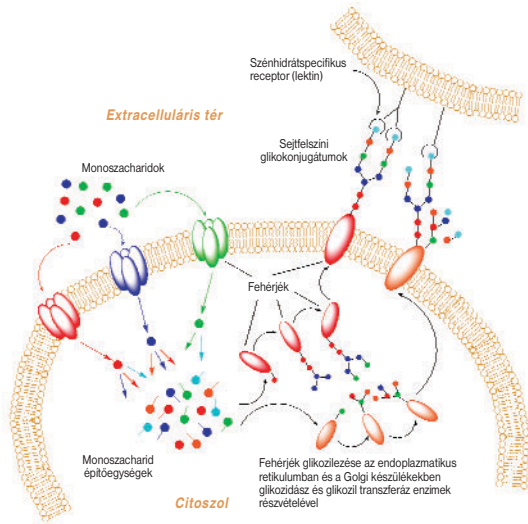
1. ábra. A peptidoglikán szerkezete



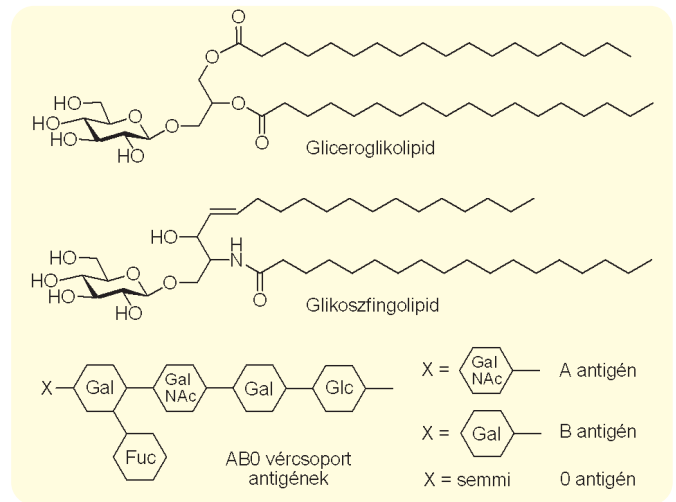
\* Az MTA Kémiai Osztálya Tudományos ülésén (Molekulák térben és időben) 2008. november 11-én elhangzott előadás szerkesztett szövege.

2. ábra. Glikoproteinek/glikopeptidek jellemző szerkezeti részletei





3. ábra. N-Glikoproteinek bioszintézise



4. ábra. Glikolipidek szerkezete és a vércsoport-antigénekben a glikoszfinbolipidhez kapcsolódó oligoszacharid (stilizáltan)

letve szfingozinnel képzett vegyületei (4. ábra). Ezek a származékok is fontos információhordozó molekulák. E vegyületcsoportba tartoznak az ABO vércsoport antigének is, melyek egyetlen, vércsoportként álló monoszacharid szerkezetében, illetve jelenlétében különböznek egymástól. A lipopoliszacharidok zsírsavak és poliszacharidok kapcsolódásával épülnek fel, és a Gram-negatív baktériumok sejtmembránjának alkotórészei.

A szénhidrátok (elsősorban a glikokonjugátumok) biológiai szerepével, bioszintézisével és átalakulásaival foglalkozó tudományterület, a glikobiológia a cukorszármazékokra vonatkozó sokrétű ismeretanyag fényében akár meglehetősen tradicionális diszciplínának is tekinthető [5]. Maga a megnevezés az 1980-as évek végén keletkezett és kezdett elterjedni, amikor az elválasztástechnikai és szerkezetvizsgálati módszerek fejlődése lehetővé tette az élő sejtekből igen kis mennyiségben izolált glikokonjugátumok szerkezetének pontos megállapítását. Ez megnyitotta az utat a biológiai molekulák működésének és szerepé-

nek részletes feltárása előtt. Hasonlóan más „omika” (pl. genomika, proteomika) területekhez, ma már egy sejt vagy szervezet teljes szénhidrát- (glikán) állományának (a glikomnak) szisztematikus tanulmányozása a glikomika tárgyköre [6].

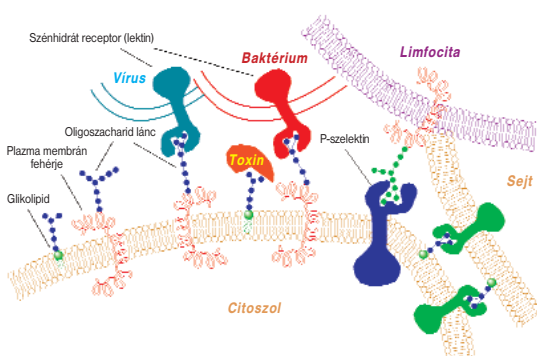
A glikobiológia számos alapvető biológiai folyamatban (így pl. a megtermékenyítésben – az ivarsejtek egymásra találásában –, az embrionális sejt differenciálódásban és szövetfejlődésben, a sejtadhézióban, a sejt-osztódás kontakt gátlásában, az immunválasz kialakulásában, a vírusreplikációban, a parazitafertőzésekben, a gyulladásos folyamatokban, hormonok, toxinok sejteken történő megkötődésében) mutatta ki a szénhidrátszármazékok, mindenekelőtt a glikoproteinek és a glikolipidek kulcsszerepét [4, 7] (5. ábra).

Ezekben a jelenségekben közös, hogy lényegüket tekintve felismerési folyamatok, és olyan kölcsönhatások révén jönnek létre, melyekben a sejtek felszínén található, akár 140 nm vastagságot is elérő, szénhidrátokat tartalmazó (takaró)réteg (a glikokalix) cukormolekulái vesznek részt. A

glikokalix egyed-, sőt sejt szinten jellegzetesen eltérő kémiai szerkezetű cukorszármazékokat tartalmaz, és ezáltal – mintegy azonosítóként – lehetővé teszi a szervezet számára a különbségtételt a saját, egészséges és az idegen vagy beteg sejtek között.

Az említett felismerési folyamatokban a glikokonjugátumok cukorrészei másodlagos kötőerők segítségével alakítanak ki kapcsolatokat fehérjékkel. A felismerés során az egyik partner, például a sejt szénhidrát-azonosítója kerül kölcsönhatásba a másik résztvevő, például sejt, vírus, baktérium szénhidrát-felismerésre szakosodott receptorával (lektinjével), ahol a szénhidrát rész hordozza az információt, jelenti a kódot, míg a fehérje a kód megfejtésére, kiolvasására szolgáló eszköz (6. ábra). Széles körben alkalmazzák ezekre a kölcsönhatásokra az Emil Fischer által javasolt kulcs (szénhidrát) és zár (lektin) analógiát is, ami a kapcsolatba kerülő molekularészletek alakjának komplementaritására utal [8]. A szénhidrát-fehérje kölcsönhatásoknak más típusai is vannak. Ha a kölcsönhatásban részt vevő fehérje a felismerés után kémi-

5. ábra. Szénhidrátok részvétele sejt felszíni kölcsönhatásokban



6. ábra. Szénhidrátok és fehérjék kölcsönhatásai

| Szénhidrátszármazékok   | Fehérjék              | A kölcsönhatás funkciója  |
|---|-----------------------|---|
| glikokonjugátumok (pl. peptidokhoz, proteinekhez, lipidekhez kapcsolt oligoszacharidok) | receptorok (lektinek) | felismerés, információátadás<br>felismerés, kémiai szerkezet, biológiai szerep megváltoztatása (szacharidok és konjugátumaik felépítése és lebontása) |
| mono- és poliszacharidok  | (gliko)enzimek        |   |
|   | antitestek            | felismerés, immunválasz   |

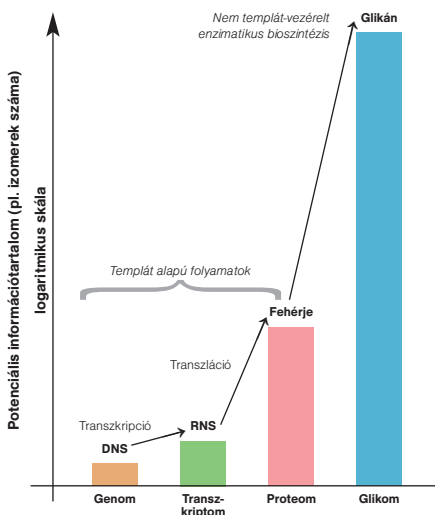


ailag át is alakítja a cukorkomponenst (enzimaktivitása van), megváltozik vagy megszűnik az adott szénhidráthoz kapcsolható információ. Ezek a kémiai átalakítások alapvetőek a glikokonjugátumok és a glikánok felépítésében és lebontásában. Az antizénhidrát antitestek cukrot (is) tartalmazó antigének felismerésére és a megfelelő immunválasz kiváltására specializálódtak [9].

Az élő szervezetekben a biológiai funkciók megvalósulása a fehérjék működéséhez kötődik. A fehérjék elsődleges szerkezete, az aminosavak sorrendje egyértelműen rögzítve van a dezoxiribonukleinsav (DNS) kettős hélixében. Ennek a tervrajznak szigorú szabályok szerint kivitelezett megvalósítása a fehérjeszintézis. Azonban az így elkészült fehérjék túlnyomó többsége még nem képes biológiai szerep betöltésére. Többféle utólagos módosítás szükséges a biológiai működőképesség eléréséhez, melyek közül a foszforiláció mellett az egyik leggyakoribb a fehérjék mintegy 90%-át érintő glikozilezés, azaz szénhidrát egység(ek) hozzákapcsolása. A glikozilezés azonban nincs a DNS-ben kódolva, ezért eltérő körülmények között ez eltérő módon valósulhat meg, ami azonos fehérje eltérő működéséhez is vezethet. A glikozilezéssel az adott fehérjekészlet (proteom) kémiai és funkcionális diverzitása nagyságrendekkel növekszik (7. ábra) anélkül, hogy ez újabb lényeges mennyiségű genetikai információ tárolását és felhasználását igényelné (csak a glikoenzimek szerkezete van kódolva a DNS-ben). Mindez a szénhidrátkészlet (a glikom) kémiai és szerkezeti sokféleségének köszönhető.

Vizsgáljuk meg, mi teszi alkalmassá a szénhidrátokat ennek a diverzitásnak a lét-

**7. ábra. Biológiai makromolekulák információtartalma**



| Monomer-összetétel | Termék | Eltérő izomerek száma |      |
|--------------------|--------|-----------------------|------|
| X <sub>2</sub>     | Dimer  | 1                     | 11   |
| X <sub>3</sub>     | Trimer | 1                     | 176  |
| XYZ                | Trimer | 6                     | 1056 |

| Aminosavak összekapcsolódása peptidekké  | Monoszacharidok összekapcsolódása diszacharidokká                                       |
|--|---|
| $\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ \text{H}_2\text{N}-\text{C}-\text{COOH} \\   \\ \text{R} \end{array}$<br>$\begin{array}{c} \text{H} \\   \\ \text{H}_2\text{N}-\text{C}-\text{COOH} \\   \\ \text{R} \end{array}$   |   |
| Eltérés lehetséges az R szerkezetében,<br>pl. X: R = H (glicin),<br>Y: R = CH <sub>3</sub> (alanin)  | Eltérés lehetséges a monoszacharid szerkezetében, pl.<br>X:  D-glükóz<br>Y:  D-galaktóz |
| A szerkezetet meghatározza:<br>A kapcsolódás sorrendje (XYZ szekvencia)<br>A kapcsolódás sorrendje (XYZ szekvencia)<br>A kapcsolódás helye (1-1, 1-2 stb.)<br>Az anomer konfiguráció<br>Az elágazások (legalább két, 1-től különböző helyre kötődik másik cukor)<br>További módosítások az OH-csoportokon pl. szulfonil-, foszforil-, acetil-, metilcsoportokkal |   |

8. ábra. Aminosavak és szénhidrátok kapcsolódási lehetőségei

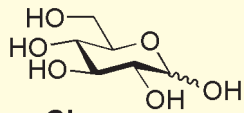
rehozására, miért váltak ezek a molekulák a sejtspecifikus információk hordozóivá. A peptidek/fehérjék kialakulása során tettszöleges számú aminosav (monomer) két funkciós csoportja (NH<sub>2</sub> és COOH) kapcsolódhat össze, és alkothat CONH peptidkötést (8. ábra). A szerkezetet kizárólagosan a monomerek kapcsolódási sorrendje szabja meg. Az oligoszacharidok képződésekor az egyik monoszacharid félacetálos hidroxilcsoportja, a glikozidos OH (1) kapcsolódhat a másik monomer bármely csoportjához, ráadásul mindez kétféle anomer konfigurációban történhet (a szék téralkatú piranózgyűrűn a glikozidos OH axiális vagy ekvatoriális helyzetben foglal-

hat helyet). Ennek következtében már két azonos monoszacharid is 11 féle diszacharidot alkothat. A monomerek számának növekedésével az elágazások lehetősége tovább növeli a diverzitást, ami az OH-csoportok biológiai környezetben igen gyakori kémiai módosításával további nagyságrendekkel fokozható [10].

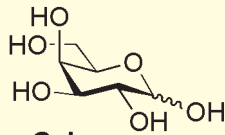
A 9. ábra a fontos biológiai makromolekulák monomerjeiből (a nukleinsavakat felépítő négyféle nukleotid, húszféle fehérjealkotó aminosav, illetve tízféle gyakori monoszacharid (10. ábra) kétféle anomer konfigurációban) felépíthető oligomerek számát foglalja össze [11]. A szénhidrátok az OH-csoportok kémiai módosítása nélkül is

**9. ábra. Biológiai fontos oligomerek sokfélesége**

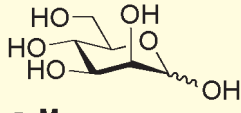
| Eltérő izomerek száma |           |            |                 |
|-----------------------|-----------|------------|-----------------|
| Oligomer mérete       | Nukleotid | Peptid     | Szacharid       |
| 1                     | 4         | 20         | 20              |
| 2                     | 16        | 400        | 1360            |
| 3                     | 64        | 8000       | 126 080         |
| 4                     | 256       | 160 000    | 13 495 040      |
| 5                     | 1024      | 3 200 000  | 1 569 745 920   |
| 6                     | 4096      | 64 000 000 | 192 780 943 360 |



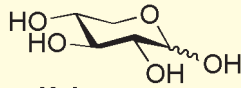
**D-Glc**  
(2,5%;  $\alpha$  - 0,8%)



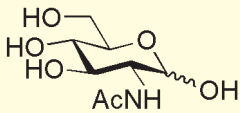
**D-Gal**  
(24,8%;  $\beta$  - 23%)



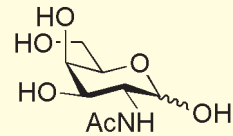
**D-Man**  
(18,9%;  $\alpha$  - 8,2%)



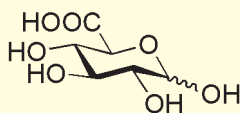
**D-Xyl**  
(0,1%)



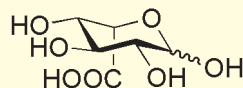
**D-GlcNAc**  
(31,8%;  $\beta$  - 8%)



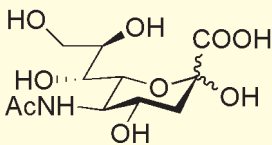
**D-GalNAc**  
(4,8%;  $\alpha$  - 2,3%;  $\beta$  - 2,2%)



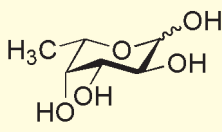
**D-GlcA**  
(0,3%)



**L-IdoA**  
(0,1%)

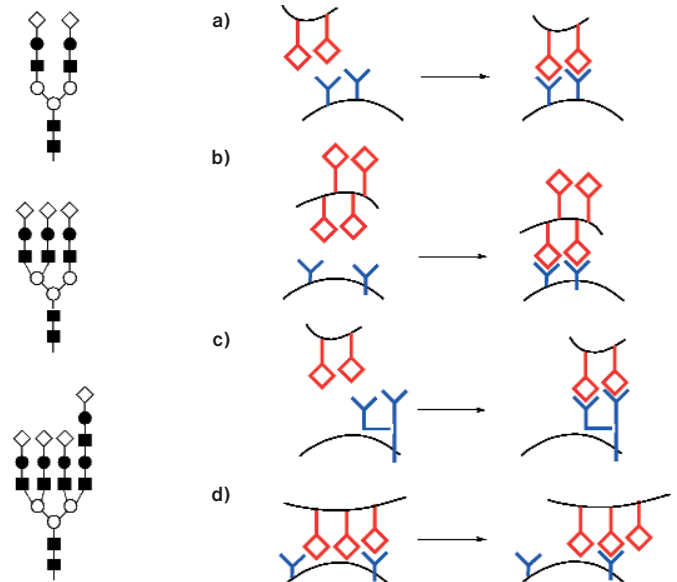


**D-Sia**  
(8,3%;  $\alpha$  - 26,1%)



**L-Fuc**  
(7,2%;  $\alpha$  - 23,8%)

10. ábra. A leggyakrabban előforduló monoszacharidok (mintegy 3300 emlős oligoszacharid elemzése alapján; **pirossal** a végcsoportként való megjelenés konfigurációja és aránya). D-Glc: D-glükóz, D-Gal: D-galaktóz, D-Man: D-mannóz, D-Xyl: D-xilóz, D-GlcNAc: N-acetil-D-glükózamin, D-GalNAc: N-acetil-D-galaktózamin, D-GlcA: D-glükuronsav, D-IdoA: D-iduronsav, D-Sia: N-acetil-euraminsav (Neu5Ac), L-Fuc: L-fukóz

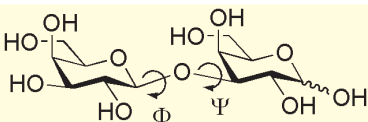


12. ábra. Az oligoszacharid antennák (stilizáltan; az egyes alakzatok különböző monoszacharidegységeket jelképeznek) és a glikozidklaszter-hatás következményei: a) multivalens szénhidrát kötődése oligomer receptorhoz; b) receptor-klaszter képződés kiváltása (jelátvitel); c) kapcsolódás elsődleges és másodlagos kötőhelyekhez; d) lokális koncentráció növelése

nagyságrendekkel többféle szerkezet kialakítására képesek, mint a nukleotidok és a peptidok. Ez akkora kódolási kapacitást rejt, amekkora már alkalmas a sejtspecifikus információk tárolására és megjelenítésére.

Az információhordozó kapacitás tovább növekszik a harmadik dimenzióban (11. ábra). A monoszacharidokat összekapcsoló interglikozidos kötések mentén a cukoregységek elfordulhatnak, amit a  $\Phi$  és  $\Psi$  torziós szögek változásával jellemezhetünk. Az így létrejövő konformerek között azonban több, kb. azonos energiatartalmú ki-tüntetett elrendeződés is található, amelyek eltérő alakját más és más lektin képes felismerni. Ily módon ugyanaz a szénhidrát-kulcs több zárat is nyithat [8].

11. ábra. A téralkat (konformáció) változása a glikozidos kötés mentén

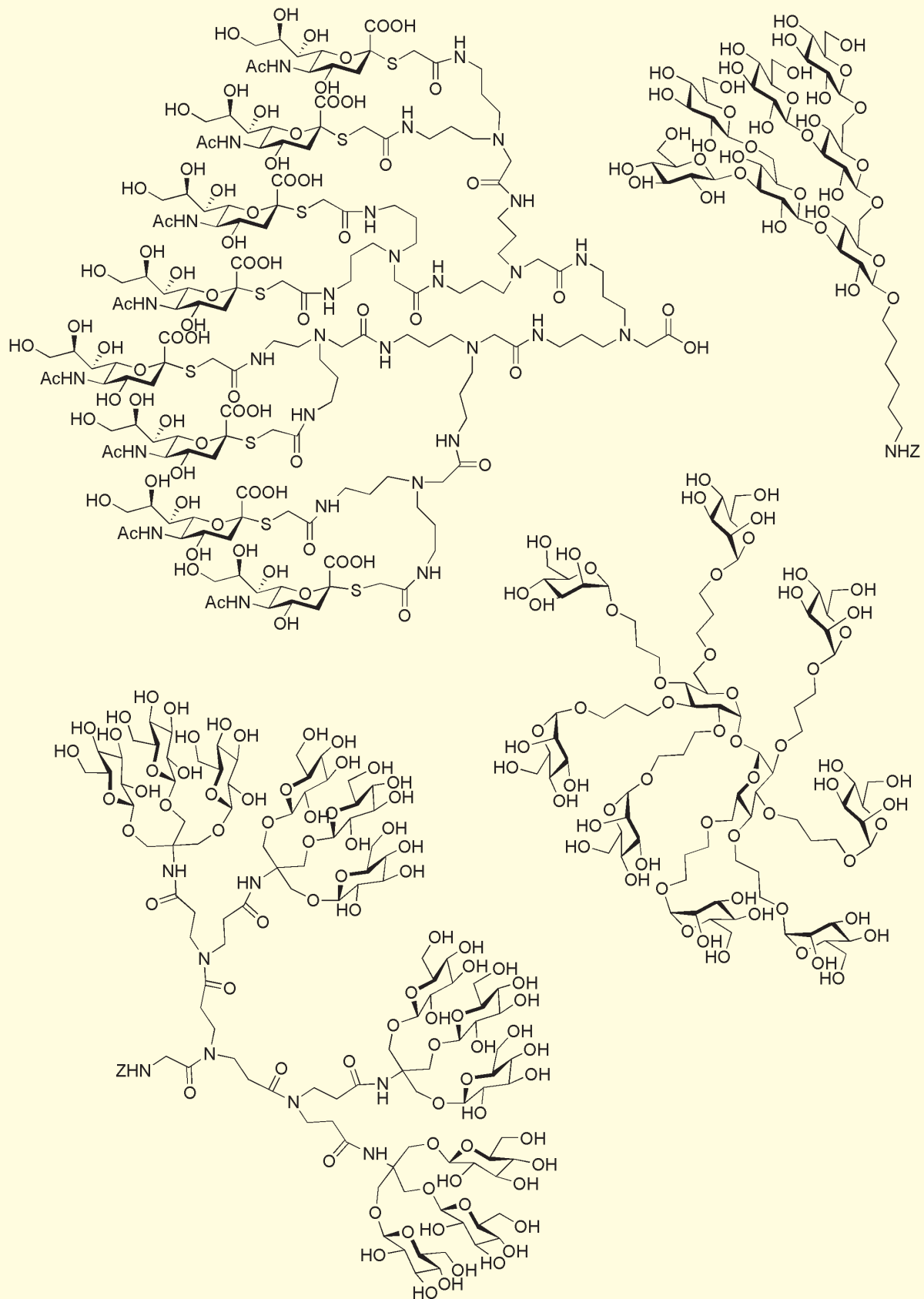


Az ismert információhordozó oligoszacharidok mérete, azaz a monóegységek száma 2–18 között változik (a legtöbb a 3–10 tartományba esik, 18-nál nagyobb csak elenyészően kis számban fordul elő). A lánc-hosszúság tartománya 2–13, de a leggyakoribbak 3–10 között találhatóak. Jelentős hányaduk tartalmaz legalább egy elágazást, de nem ritka a 2–4 elágazási pont sem [11]. Ennek eredményeként ezek a vegyületek a sejt felszínén mintegy „antenna” formájában jelennek meg (12. ábra). Mivel a lektinreceptorokhoz való kötődésben elsősorban a láncok végén helyet foglaló cukoregységek vesznek részt, az antenناسzerkezet miatt kialakuló többértékűségnek (multivalenciának) a következménye a kölcsönhatás 10–100 000-szeres erősödése az önmagában kötődő monoszacharidhoz képest (glikozidklaszter vagy keláteffektus) [12].

Mivel a kórokozók sejteken való megkötődésének első lépése a felületi szénhidrátokkal való kölcsönhatás, a patogén lektinek telítése mesterséges multivalens oligoszacharidokkal (13. ábra) alapja lehet az ún.

antiadhéziós terápiás módszereknek [14]. Az anyatej szénhidrátkomponensei (14. ábra) hasonló mechanizmussal fejtik ki védőhatásukat a behatóló kórokozókkal szemben [15].

Gyakran felmerülő kérdés, hogy a genom és a proteom – az élő szervezetek alapvető információs és funkcionális molekuláinak összessége – tanulmányozásában elért impozáns áttörések mellett miért szerényebbek a glikom kutatásának eredményei. „Az egyszerű válasz az, hogy a glikokonjugátumok sokkal bonyolultabbak és változatosabbak a fehérjéknél és nukleinsavaknál, és vizsgálatuk jóval nehezebb. (The simple answer is that glycoconjugates are much more complex, variegated, and difficult to study than proteins or nucleic acids [5].)” A szerkezeti és funkcionális sokféleség felderítésére számos vizsgálómódszer összehangolt alkalmazása szükséges. A természetes forrásokból való elkülönítés és szerkezetmeghatározás legfontosabb eszközei a nagyhatékonyságú folyadékkromatográfia, illetve ennek tömegspektromet-

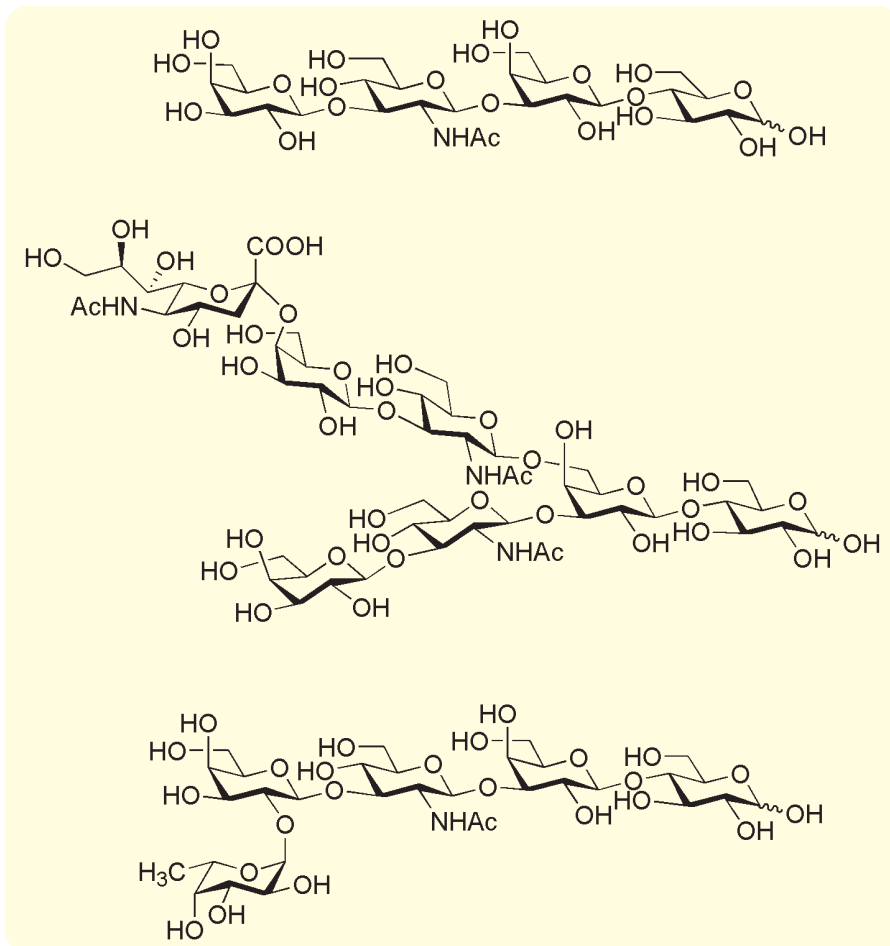


13. ábra. Néhány példa mesterséges multivalenciára

riával kapcsolt változatai (HPLC/MS), a mágneses magrezonancia spektroszkópia (NMR), a szénhidrátokat kötő fehérje-array-k, szénhidrát-array-k, a molekulamo-

dellezés [16]. Szükséges a megismert szerkezetek sejt/szövet könyvtárakba/adatbázisokba rendezése és informatikai kezelése [6] (15. ábra).

Mindezek mellett és után – mivel az izolálható anyagmennyiségek általában nem elegendőek a funkció tanulmányozására – a szintetikus szénhidrátkémia feladata:



**14. ábra.** Az anyatej néhány oligoszacharidja

- a természetes vegyülettípusok (pl. oligoszacharidok, glikoproteinek, glikolipidek) és/vagy lényegi alkotóelemeik (pl. *N*- és *O*-glikozilezett aminosavak, peptidek) előállítására célszerűen automatizált módszerekkel, amelyek fejlettsége jelenleg jóval elmarad a fehérjék és nukleinsavak esetében rutinszerűen alkalmazottaktól;
- mimetikumok (a természetben talál-

ható anyagokkal szerkezetükben és/vagy hatásukban analóg vegyületek: pl. *C*-glikozil-származékok) készítése [17];

- inhibitorok tervezése és szintézise, melyek a természetes folyamatokba való beavatkozás lehetőségét adhatják.

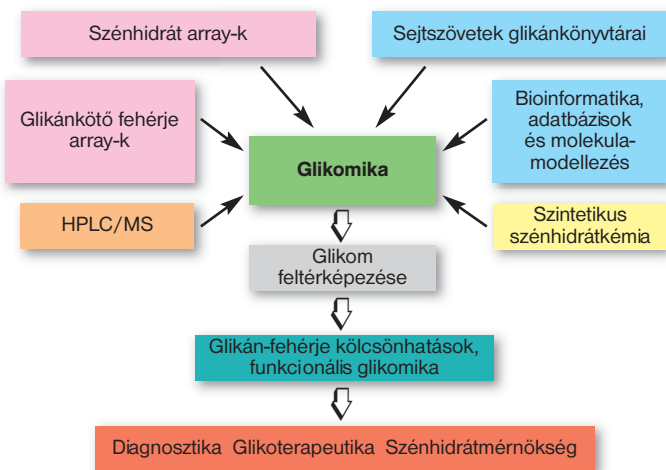
A funkcionális glikomika és lektinomika ezek után szénhidrátalapú vakcinák [19], diagnosztikumok és gyógyszerek előállításá-

sát alapozhatja meg [6], lehetővé tehet szinte mellékhatások nélküli sejt/szövet-specifikus terápiás módszereket [20], igen pontos hatóanyag-célbajuttatást, hozzájárulhat az antibiotikum-rezisztencia leküzdéséhez [22]. A gyógyszerkémiai szemlélet változását is maguk után vonhatják a glikomika meggyőző eredményei: manapság a szénhidrátok jószereivel kívül esnek e terület érdeklődési körén a vegyületek bonyolultsága, a várható technológiai nehézségek és a hidrofíl jelleg miatt korlátozott biológiai hozzáférhetőség okán.

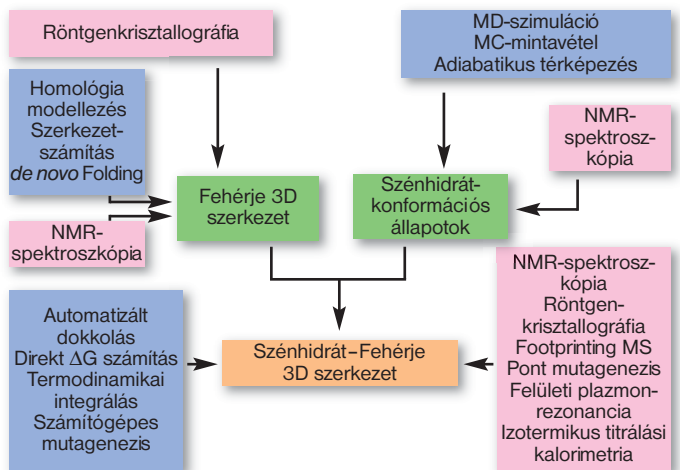
A vázolt nehézségek és komplexitás dacára már ma is léteznek szénhidrátalapú (ténylegesen cukorszármazékokat vagy szénhidrátokat utánzó szerkezetű) gyógyszerek (17. ábra), melyek megalkotásában (legalábbis részben) már a glikobiológia és glikomika eredményei is fontos szerepet játszottak. Így a cukorbetegség kezelésében alkalmazott Glucobay™ (Acarbose) pseudo-tetraszacharid szerkezetű, míg a Glyset™ (Miglitol) és a Basen® (Voglibose) glikomimetikumnak tekinthető enzimgátlók. Szintén glikoenzim- (neuraminidáz) gátló az influenza ellen alkalmazható Relenza® (Zanamivir; módosított monoszacharid) és Tamiflu® (Oseltamivir; glikomimetikum) is. A véralvadásgátló heparin szintetikus helyettesítője az Arixtra® (Fondaparinux, illetve ennek követőmolekulája, az Idraparinux; pentaszacharidok), melyet nagyipari módszerekkel készítenek.

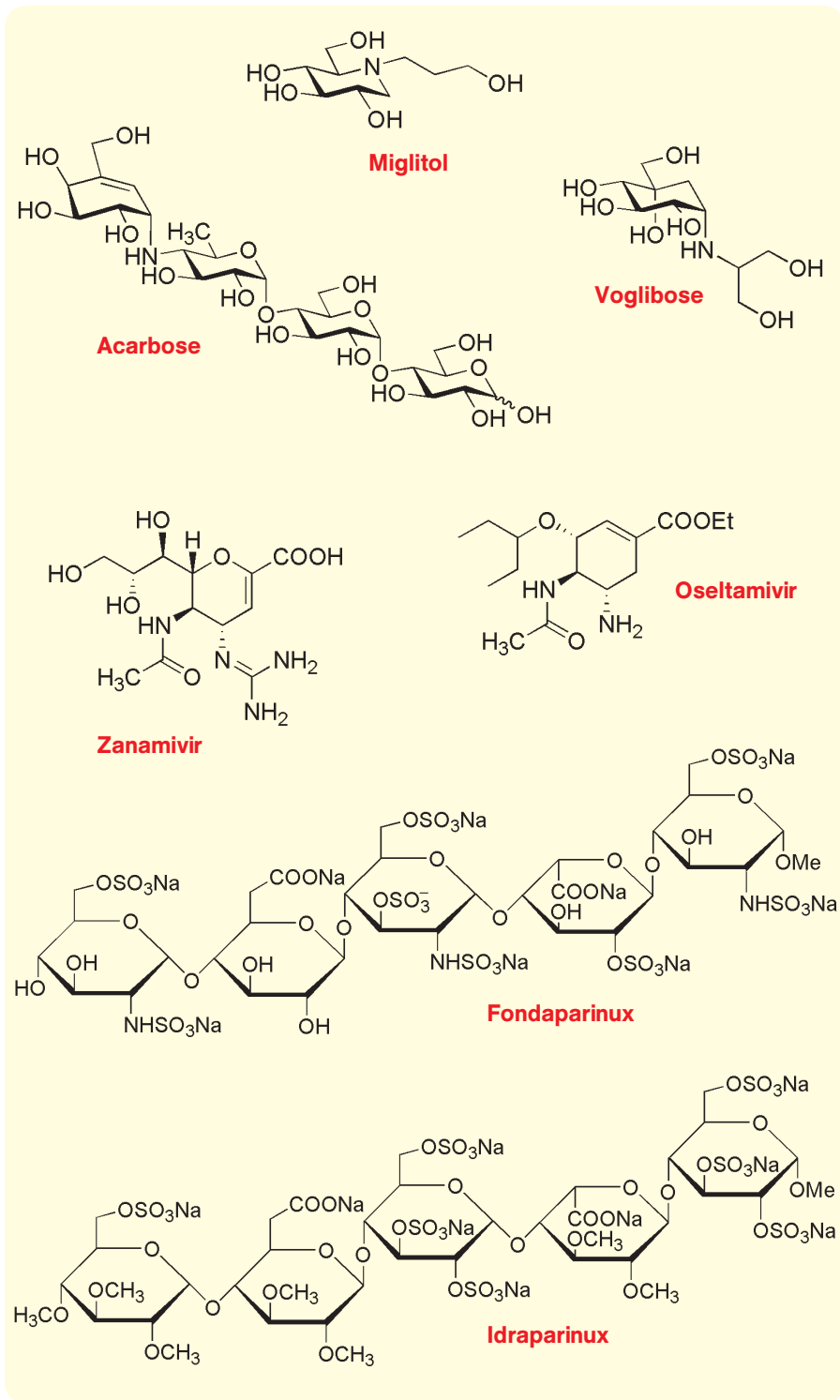
A divatos és uralkodó tendencia, a genomikán és proteomikán kívül eső területek jelentőségének csökkentése/lekicsinylése ellenére csak a poszttranszlációs módosítások és funkcióik feltérképezése adhatja kezünkbe a kulcsot annak felderítéséhez, hogy a korlátozott számú gének és

**15. ábra.** A glikomika vizsgálati módszerei és várható eredményei



**16. ábra.** A szénhidrát-fehérje kölcsönhatások felderítésének módszerei





17. ábra. Szénhidrátalapú gyógyszerek

géntermékek hogyan képesek az életformák és -jelenségek lenyűgöző sokféleségének megfelelni. A glikokonjugátumok elterjedtsége okán a szénhidrátkód megfejtése és működésének megértése a nukleinsavak és fehérjék funkcióinak ismerete mellett, illetve azokkal együtt szolgáltathatja azt a tudásanyagot, mellyel az életjelenségeket a mainál magasabb szinten magyarázhatjuk, és szükség esetén értően és tudatosan befolyásolhatjuk.

Ezek az információk új irányokat szabhatnak számos betegség terápiás megközelítésében és a gyógyszerfejlesztésben is [23].



IRODALOM

[1] F. W. Lichtenthaler, Carbohydrates as biofeedstocks for the chemical industry. Green Chemistry Series No. 1 (P. Tundo, Ed.), 3rd ed., INCA (Interuniversitario Nazionale Chimica Ambiente), Venice, 2004, 105–127. o.  
 [2] D. L. Nelson, M. M. Cox, Lehninger principles of biochemistry, W. H. Freeman and Company, New York, 2005.  
 [3] C. R. Bertozzi, L. L. Kiessling, Chemical glycobiology, Science (2001) 291, 2357–2364.

[4] A. Varki, Biological roles of oligosaccharides: all of the theories are correct, Glycobiol. (1993) 3, 97–130.  
 [5] S. Roseman, Reflections on glycobiology, J. Biol. Chem. (2001) 276, 41527–41542.  
 [6] J. E. Turnbull, R. A. Field, Emerging glycomics technologies, Nature Chem. Biol. (2007) 3, 74–77.  
 [7] R. A. Dwek, Glycobiology: toward understanding the function of sugars, Chem. Rev. (1996) 96, 683–720.  
 [8] H. J. Gabius, H. C. Siebert, S. André, J. Jiménez-Barbero, H. Rüdiger, Chemical biology of the sugar code, ChemBioChem (2004) 5, 741–764.  
 [9] J. H. Pazur, Anti-carbohydrate antibodies with specificity for monosaccharide and oligosaccharide units of antigens, Adv. Carbohydr. Chem. Biochem. (1998) 53, 201–261.  
 [10] R. A. Laine, Information capacity of the carbohydrate code, Pure Appl. Chem. (1997) 69, 1867–1873.  
 [11] D. B. Werz, R. Ranzinger, S. Herget, A. Adibekian, C. W. von der Lieth, P. H. Seeberger, Exploring the structural diversity of mammalian carbohydrates (“Glycospace”) by statistical databank analysis, ACS Chem. Biol. (2007) 2, 685–691.  
 [12] J. J. Lundquist, E. J. Toone, The cluster glycoside effect, Chem. Rev. (2002) 102, 555–578.  
 [13] A. Imberty, A. Varrot, Microbial recognition of human cell surface glycoconjugates, Curr. Opin. Struct. Biol. (2008) 18, 567–576.  
 [14] A. Imberty, Y. M. Chabre, R. Roy, Glycomimetics and glycodendrimers as high affinity microbial anti-adhesins, Chem. Eur. J. (2008) 14, 7490–7499.  
 [15] C. Kunz, S. Rudloff, W. Baier, N. Klein, S. Strobel, Oligosaccharides in human milk: structural, functional, and metabolic aspects, Ann. Rev. Nutr. (2000) 20, 699–722.  
 [16] K. T. Pilobello, L. K. Mahal, Deciphering the glyco-code: the complexity and analytical challenge of glycomics, Curr. Opin. Chem. Biol. (2007) 11, 300–305.  
 [17] A. Bernardi, P. Cheshev, Interfering with the sugar code: design and synthesis of oligosaccharide mimics, Chem. Eur. J. (2008) 14, 7434–7441.  
 [18] M. L. DeMarco, R. J. Woods, Structural glycobiology: a game of snakes and ladders, Glycobiol. (2008) 18, 426–440.  
 [19] P. H. Seeberger, D. B. Werz, Synthesis and medical applications of oligosaccharides, Nature (2007) 446, 1046–1051.  
 [20] B. G. Davis, Hand in glove, Chem. Ind. (2000) 134–138.  
 [21] H. J. Gabius, Biological information transfer beyond the genetic code: the sugar code, Naturwiss. (2000) 87, 108–121.  
 [22] T. K. Ritter, C. H. Wong, Carbohydrate-based antibiotics: a new approach to tackling the problem of resistance, Angew. Chem. Int. Edit. (2001) 40, 3509–3533.  
 [23] C. H. Wong, Carbohydrate-based drug discovery, Wiley-VCH, Weinheim (2003).

ÖSSZEFOGLALÁS

Somsák László –Vágvölgyiné Tóth Marietta: Az élet megfejtésre váró titkosírása, a szénhidrátkód

A cikk a glikobiológia által tanulmányozott glikokonjugátumok (szénhidrátok peptidekkel, fehérjékkel és lipidekkel képzett vegyületei) élő szervezetekben betöltött szerepével foglalkozik.

Bemutatja ezek információhordozó kapacitását, amely nagyságrendekkel haladja meg a fehérjék és a nukleinsavak ilyen képességét, valamint ennek biológiai jelentőségét. Kitekintést ad a szénhidrátalapú gyógyszerek tervezésének és előállításának területére is.