

А.Г. МАЛЫГИН

**МЕТАБОЛИЗМ
КАРБОНОВЫХ КИСЛОТ
(ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СХЕМА)**

Москва

«Международная программа образования»

1999



М а л ы г и н А. Г. **Метаболизм карбоновых кислот.** – М.: Международная программа образования, 1999. – 40 стр. – ISBN 5-7781-0038-8

На схеме представлены сведения о строении и метаболизме более чем 300 природных соединений. Материал обобщен на основе обнаруженных автором закономерностей в структуре сети реакций метаболизма. Схема имеет периодическое строение и обладает прогностическими свойствами. Ввиду этого она может быть использована для целенаправленного поиска новых метаболитов, ферментов, а также для различного рода экстраполяций в системно связанных с биохимией областях: фармакологии, молекулярной биологии, органической химии, химической таксономии и т.д. Схема снабжена кодами номенклатуры ферментов и сеткой координат, которая отражает симметрию сети реакций метаболизма. Это облегчает ее использование в качестве справочника, а также в качестве ключа для поиска подробной информации о метаболизме в научной литературе. Схема может применяться как источник первичной информации для анализа нарушений метаболизма с целью их последующей коррекции методами диетотерапии и генотерапии. Она может оказаться полезной при системных исследованиях функциональной активности генома, при изучении закономерностей влияния экологических загрязнений на динамику концентраций биогенных соединений в организме и в окружающей среде, при выявлении корреляций между изменениями этих концентраций и естественными процессами в биосфере и т.д. Периодическая структура схемы способствует усвоению больших объемов фактического материала по биохимии, что позволяет активно использовать ее в учебном процессе.

Р Е Ц Е Н З Е Н Т Ы: доктор биологических наук, академик РАН А.С. Спирин,
доктор химических наук, профессор Б.И. Курганов,
доктор биологических наук, профессор М.Н. Кондрашова,
доктор медицинских наук Е.И. Маевский,
доктор физико-математических наук А.М. Молчанов.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая публикация является развитием предложенной ранее интерпретации большого объема фактической информации о метаболизме низкомолекулярных соединений в рамках представлений о симметрии структуры сети реакций метаболизма.

Начало этой работы может быть отнесено ко времени публикации автором в 1976 г. карты метаболических путей, в которой впервые была продемонстрирована периодичность структуры сети реакций метаболизма [5]. Теоретические аспекты работы были подробно изложены в изданной в 1984 г. книге «Симметрия сети реакций метаболизма» [6].

Предлагаемая схема «Метаболизм карбоновых кислот» является результатом исследований последних лет по выявлению общих для всей сети реакций метаболизма структурно-химических закономерностей. Особенность настоящей схемы – в том, что лежащая в ее основе периодическая сетка реакций получена в результате более удачного совмещения ранее описанных автором и вновь выявленных в сети реакций метаболизма симметричных комплексов реакций. Как и в первом издании, конструкция схемы подчеркивает периодический характер структуры сети реакций метаболизма и сходство в строении составляющих ее соединений.

В последующем предполагается подготовить и издать аналогичные схемы, описывающие метаболизм углеводов, азотистых соединений, изопреноидов и т.д. С общими принципами построения этих схем читатель может познакомиться по публикациям [7, 7а, 24а, 24б].

1. СИММЕТРИЧНЫЕ КОМПЛЕКСЫ РЕАКЦИЙ

Поиск в сети реакций метаболизма симметричных комплексов реакций основывается на понятии симметрии и представлении о функционально аналогичных соединениях. При этом используется широкое понимание симметрии как свойства объекта состоять из закономерно связанных сходных частей. Под функционально аналогичными соединениями понимаются соединения, имеющие одинаковые функциональные химические группы (например, $-\text{NH}_2$ – у аминов, $-\text{OH}$ – у спиртов, $-\text{COOH}$ – у карбоновых кислот, $>\text{C}=\text{C}<$ – у непредельных соединений и другие), или их определенные структурные сочетания (например, сочетание карбонильной и карбоксильной группы у 2-оксокислот или двойной связи и карбоксильной группы у 2,3-непредельных кислот и т.д.) Присутствие в метаболической сети симметричных комплексов реакций, включающих функционально аналогичные соединения, связанные сходными реакциями, выводится из двух следующих достаточно простых принципов.

Первый принцип назван **принципом соответствия**. В его основе лежит представление о функционально аналогичных соединениях и сходстве их реакционных свойств. Этот принцип утверждает, что функционально аналогичные метаболиты в организме часто подвергаются сходным превращениям, образуя функционально аналогичные производные. Справедливость этого принципа доказывается многочисленными примерами из биохимической литературы.

Второй принцип назван **принципом связанности**. Согласно этому принципу, каждый метаболит в метаболической сети связан с любым другим посредством одной или нескольких реакций. Это в равной степени относится и к функционально аналогичным метаболитам. Принцип связанности достаточно очевиден и в особом доказательстве не нуждается.

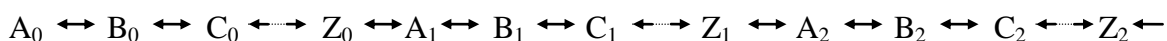
1.1. Периодические последовательности реакций

Симметричные комплексы реакций в основном представлены периодическими последовательностями реакций. Их присутствие в сети реакций метаболизма обосновывается следующими рассуждениями.

В соответствии с принципом связанности функционально аналогичные метаболиты в метаболической сети соединены между собой цепочками реакций. Если обозначить функционально аналогичные метаболиты одинаковыми буквами, помеченными различными цифровыми индексами, то в общем виде такие цепочки реакций могут быть записаны следующим образом:



В то же время, согласно принципу соответствия, крайние соединения цепочек (A_1 и A_2) должны претерпевать сходные превращения, образуя периодические последовательности реакций следующего вида:



Как видно, такие последовательности состоят из сходных по структуре повторяющихся интервалов.

Поскольку характер превращений в повторяющихся интервалах последовательностей одинаков, то функционально аналогичные соединения в смежных интервалах последовательностей будут отличаться друг от друга одинаковыми изменениями в строении молекул. Очевидно, что эти изменения состоят в прибавлении к молекулам или удалении из них одинаковых звеньев. Отсюда следует, что такие аналоги будут гомологами. Соответственно, содержащие их периодические последовательности реакций могут быть названы также гомологическими. Симметрия периодических гомологических последовательностей реакций может быть отнесена к типу одномерной симметрии подобия.

В качестве наиболее очевидного примера периодических гомологических последовательностей реакций можно привести последовательности реакций синтеза и расщепления жирных кислот. На рис. 1 в нижней части приведены начальные интервалы последовательности синтеза и расщепления монокарбоновых линейных и разветвленных жирных кислот, а в верхней части – аналогичные последовательности для дикарбоновых кислот. Соединения повторяющихся интервалов этих последовательностей размещены в вертикальных колонках так, чтобы гомологи из разных интервалов оказались расположенными в горизонтальных рядах.

Периодические последовательности другого типа представлены на рис. 2. Так же как и последовательности синтеза и расщепления жирных кислот, эти последовательности

свернуты таким образом, чтобы соединения их повторяющихся интервалов оказались расположенными в вертикальных колонках, а гомологи из различных интервалов разместились в горизонтальных рядах. Каждая из трех последовательностей обозначена определенным сочетанием букв (М/Д(и/и`), М/Д(н/и;и`) и Д/Т(и/и`)), помещенным около фигурных скобок, отделяющих последовательности друг от друга. Эти буквы являются начальными буквами слов: «М» – монокарбоновый, «Д» – дикарбоновый, «Т» – трикарбоновый, «н» – нормальный и «и» – изомерный. Заглавные буквы указывают на характерную основность кислот, а строчные – на линейность или разветвленность углеродного скелета соединений в последовательностях. Различное число меток «`» справа от буквы «и» указывает на различие в характере разветвлений углеродного скелета в молекулах (точное соответствие между структурой соединений и обозначениями см. на схеме).

Последовательность вида М/Д(н/и;и`) состоит из более простых в структурном отношении соединений, чем связанные с ней последовательности М/Д(и/и`) и Д/Т(н/и`). В этом смысле последовательность М/Д(н/и;и`) может рассматриваться как первичная.

Изменения в количестве гомологических групп в процессе превращения соединений в повторяющихся интервалах периодических последовательностей сопровождаются качественными изменениями самих повторяющихся интервалов. В последовательности М/Д(н/и;и`) на рис. 2 это, например, выражается в том, что первый интервал последовательности отличается от остальных неразличимостью реакции гидратации по второму и третьему положению в молекуле фумарата ввиду наличия у последней оси симметрии 2-го порядка.

Наряду с представленными на рис. 1 и 2 периодическими последовательностями реакций в сети реакций метаболизма карбоновых кислот обнаруживаются, по крайней мере, еще два типа последовательностей, периодичность у которых хотя и не является полной, но тенденция к ней выражена достаточно явно. Эти последовательности изображены на рис. 3 и 5.

На рис. 3 в двух однотипных последовательностях реакций представлен биосинтез разветвленных скелетов 2-оксокарбоновых кислот – предшественников валина и изолейцина.

Одна последовательность (рис. 3 (а)) состоит из двух повторяющихся интервалов. Начальным соединением первого интервала является пируват – предшественник аминокислоты аланина. Начальным соединением второго интервала служит 2-оксоизовалерат – предшественник валина. 2-оксоизовалерат получается в первом интервале в реакции конденсации пирувата с активным ацетальдегидом (ацетилтиаминдифосфат) и в реакциях перегруппировки углеродного скелета, декарбоксилирования и восстановления продукта конденсации. При этом ацетилтиаминдифосфат также образуется из пирувата в результате реакции декарбоксилирования. Второй интервал последовательности не полный, так как включает только одну реакцию, а именно, реакцию конденсации 2-оксоизовалерата с ацетилтиаминдифосфатом. В результате этой реакции образуется 2-ацето-2-гидроксиизовалерат. При восстановлении последнего получается дигидроксикарбоновая кислота с разветвленным скелетом – эхимидат.

Другая последовательность (рис. 3 (б)) состоит только из одного интервала и идентифицируется лишь по аналогии с первой последовательностью. В этом интервале в результате конденсации 2-оксобутирата с ацетилтиаминдифосфатом и реакций перегруппировки углеродного скелета, декарбоксилирования и восстановления образуется предшественник изолейцина – 2-оксо-3-метилвалерат.

Как показано на рис. 5, две однотипных периодических последовательности реакций можно также предложить для биосинтеза низкомолекулярных предшественников изопреноидов и гомоизопреноидов.

Последовательность реакций биосинтеза предшественников изопреноидов (рис. 5 (а)) представляется состоящей из трех повторяющихся интервалов. Если в качестве начального соединения первого интервала рассматривать акрилат, то начальным соединением второго интервала будет кротонат, а начальным соединением третьего интервала – 3-метилкротонат. При этом переход от одного гомолога к следующему будет осуществляться посредством реакций гидратации 2,3-дидегидромонокарбоновой кислоты в 3-гидроксикарбоновую, окисления последней до 3-оксокарбоновой, конденсации 3-оксокарбоновой кислоты по 3-оксогруппе с ацетил-СоА, дегидратации продукта конденсации и декарбоксилирования образующейся 2,3-дидегидродикарбоновой кислоты до высшего гомолога исходной 2,3-дидегидромонокарбоновой кислоты.

В последовательности реакций биосинтеза предшественников изопреноидов в первом интервале пока не удалось проследить реакцию конденсации малонилполуальдегида с ацетатом, приводящую к образованию 3-гидроксиглутарата.

Аналогичную структуру имеет последовательность реакций биосинтеза предшественников гомоизопреноидов (рис. 5 (б)). Однако в этой последовательности, кроме реакции конденсации метилмалонилполуальдегида с ацетатом, аналогичной реакции, отсутствующей в предыдущей последовательности, не хватает реакций дегидратации 3-гидрокси-4-метилглутарата в 4-метилглутаконат (соединения обозначены в верхней части рис. 5 знаками ?) и декарбоксилирования последнего в 2,3-дидегидровалерат. Кроме того, отсутствует реакция дегидратации 3-гидрокси-3-этилглутарата в 3-этилглутаконат и конечная реакция гидратации 3-этилкротоната в 3-гидрокси-3-метилвалерат (соединение обозначено в нижней части рис. 5 знаком ?).

То, что реакции конденсации малонилполуальдегида и метилмалонилполуальдегида с ацетатом в соответствующих последовательностях до сих пор не обнаружены, может быть объяснено отсутствием их принципиального значения для биосинтеза изопреноидов и гомоизопреноидов. Действительно, наличие общих участков у последовательностей биосинтеза предшественников изопреноидов и гомоизопреноидов с последовательностями биосинтеза жирных кислот (см. жирные черные стрелки на рис. 1) открывает пути биосинтеза промежуточных предшественников изопреноидов и гомоизопреноидов через начальные интервалы последовательностей реакций биосинтеза жирных кислот и делает начальные участки периодических последовательностей биосинтеза предшественников изопреноидов и гомоизопреноидов ненужными.

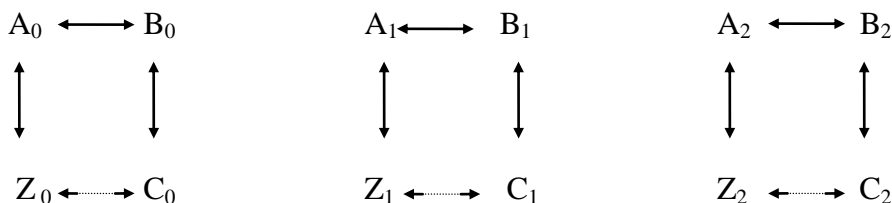
Если длина рассмотренных ранее последовательностей ограничивалась лишь со стороны коротких гомологов по причине исчерпания их углеродного скелета, то в случае периодических последовательностей реакций предшественников изопреноидов и гомоизопреноидов ограничение длины последовательностей происходит в результате наращивания углеродного скелета гомологов. Нетрудно видеть, что усложнение углеродного скелета в ряду гомологов последовательности (акрилат, кротонат, 3-метилкротонат) осуществляется за счет увеличения количества углеводородных радикалов в третьем положении скелета молекулы. Уже появление второго метильного радикала в этом положении

делает невозможным окисление продукта гидратации 3-метилкротоната в соответствующую 3-оксокислоту, что приводит к обрыву последовательности в начале ее третьего интервала. Сходная ситуация, но в связи с появлением этильного радикала, имеет место и в последовательности биосинтеза предшественников гомоизопреноидов.

Наличие структурного тупика, делающего невозможным дальнейшее периодическое развитие рассмотренных последовательностей реакций, можно истолковать как условие для появления нового пути превращения образующегося в них вещества через биосинтез мевалоновой и гомомевалоновой кислот в конденсированные изопреноидные и гомоизопреноидные соединения.

1.2. Циклы

Одинаковые превращения метаболитов-гомологов не всегда приводят к образованию периодических последовательностей реакций. В тех случаях, когда в результате превращений в молекулах метаболитов не возникают и не удаляются одинаковые звенья, то есть гомологическая разница оказывается равной нулю, цепочки реакций возвращаются к исходному метаболиту, замыкаясь при этом в циклы:



Циклы такого рода изображены на рис. 6-8. Если повторяющиеся интервалы на рис. 1-3 и 5 составляют непрерывные периодические последовательности реакций, то на рис. 6 они образуют группы циклов. Так же как и последовательности на рис. 2, группы циклов на рис. 6 разграничены фигурными скобками и обозначены в соответствии с природой составляющих циклы соединений буквенными обозначениями: М/Д(и/и`), М/Д(н/и;и`) и Д/Т(н/и`).

Во многих случаях такие циклы играют важную роль в организме как системы реакций, в которых осуществляется превращение больших количеств внешнего субстрата в продукт, удаляемый во внешнюю среду (углекислый газ, мочеви́на), или биосинтез низко-

молекулярных соединений, переходящих в малорастворимые продукты (липиды, биополимеры) из которых строится тело организма. При этом начальное превращение внешнего субстрата или образование продукта происходит в тех реакциях цикла, которые требуют, соответственно, не менее двух субстратов или образуют не менее двух продуктов. Это условие связано с тем, что один из субстратов и, соответственно, продуктов реакций должен обеспечивать функционирование замкнутого контура цикла.

Для стационарной работы цикла необходимо, чтобы количество превращенных за единицу времени субстратов по массе и по элементному составу было равно количеству выделенных продуктов. При этом следует учитывать, что, как и в обычных равновесных реакциях, изменение отношения концентрации субстратов к концентрации продуктов может приводить к обращению работы циклов. Характерным в этом отношении является цикл лимонной кислоты (рис. 8 (a)).

По-видимому, реально из группы однородных циклов в организме эффективно функционирует только один. Например, среди циклов расщепления глиоксилата (не путать с глиоксилатным циклом), представленных на рис. 6, в качестве эффективно функционирующего известен лишь цикл дикарбоновых кислот. В этом цикле расщепление глиоксилата происходит в результате следующих реакций: конденсации глиоксилата с уксусной кислотой, окисления образующегося малата до оксалоацетата и последовательного отщепления двух молекул углекислого газа от оксалоацетата с образованием исходного метаболита – уксусной кислоты.

Так же, как и в периодических последовательностях реакций, различие в количестве гомологических групп в соединениях-гомологах из разных циклов может приводить к качественным изменениям в реакционной способности молекул. Так, конденсация глиоксилата с пропионатом в цикле слева от цикла дикарбоновых кислот обычно сопровождается внутримолекулярной изомеризацией продукта реакции изоцитрамалата в 2-гидроксиглутарат (на рис. 6 не показано). При этом цикл размыкается и его функционирование становится невозможным.

Для хорошо изученного глиоксилатного цикла (рис. 7 (a)), в котором осуществляется биосинтез сукцината из двух молекул уксусной кислоты, также может быть построен парный цикл на основе аналогичных превращений соединений-гомологов. Бли-

жайшим гомологом глиоксилата является пируват, и, следовательно, проще всего парный цикл может быть сконструирован из соответствующих реакций пирувата. Этот гипотетический цикл представлен справа от глиоксилатного (рис. 7 (б)) и по аналогии назван пируватным. Составляющие цикл соединения и реакции (за исключением двух) известны. Однако функционирование такого цикла в организмах в качестве целостной системы реакций пока не наблюдали.

Нетрудно видеть, что меньшее число гомологических групп в соединениях глиоксилатного цикла по сравнению с соответствующими соединениями гипотетического пируватного цикла приводит к качественным отличиям между циклами. Эти отличия обусловлены тем, что симметричность молекулы фумарата, ввиду отсутствия у нее метильной группы, уменьшает число реакций в глиоксилатном цикле на две по сравнению с пируватным. Это качественное отличие в структуре двух циклов того же рода, что и отмечавшееся выше отличие между начальным и последующими интервалами последовательности М/Д(н/и;и``) на рис. 2. Возможно, что именно уменьшение числа реакций обеспечивает глиоксилатному циклу преимущество и, следовательно, предпочтение по сравнению с пируватным при реализации в процессе метаболизма.

Даже для такого уникального метаболического пути, как цикл лимонной кислоты (рис. 8 (а)), можно попытаться построить контуры парного цикла, исходя из встречающихся в природе соединений, гомологичных метаболитам цикла лимонной кислоты (рис. 8 (б)). Так же, как и в цикле лимонной кислоты, в сконструированном цикле могло бы происходить окисление остатка уксусной кислоты в две молекулы углекислого газа. Однако какие-либо данные о возможности функционирования такой параллельной системы реакций в организмах в настоящее время отсутствуют.

Можно предположить, что одной из причин торможения одновременного функционирования в организмах гомологичных циклов является перекрестное ингибирование параллельных реакций циклов соответствующими метаболитами-гомологами из смежных циклов.

Однако взаимное ингибирование может иметь место не только у парных циклов. Это убедительно иллюстрируется следующим рассуждением. Рассмотрим взаимоотношение двух непарных циклов: цикла лимонной кислоты (рис. 8) и глиоксилатного цикла

(рис. 7). Из части реакций первого и части реакций второго циклов может быть сформирован цикл расщепления глиоксилата (на рис. 6 этот цикл расположен вверху справа от цикла дикарбоновых кислот). Если одновременно протекают все реакции первых двух циклов, то по необходимости должен функционировать третий – цикл расщепления глиоксилата. Но из этого следует, что глиоксилат как промежуточное соединение глиоксилатного цикла будет быстро исчерпан, в результате чего глиоксилатный цикл прекратит свое существование. Таким образом, основываясь только на структурно-химических соображениях, можно утверждать, что цикл лимонной кислоты и глиоксилатный цикл не могут функционировать одновременно в одном и том же клеточном компартменте. Действительно, известно, что в растительных клетках функционирование глиоксилатного цикла связано со специальными клеточными структурами – глиоксисомами.

2. СТРУКТУРА СХЕМЫ

Смысл систематизации на основе симметрии состоит в том, чтобы сделать скрытую в систематизируемом материале симметрию очевидной. В данном случае эта задача сводится к изображению сети реакций метаболизма в виде графических схем с регулярной структурой. Повторяющиеся элементы этих схем отражают сходство составляющих сеть частей.

Регулярная сеть реакций метаболизма карбоновых кислот в первом издании карты [1] была получена путем наложения периодических последовательностей и циклов друг на друга в развернутом виде, то есть в таком, как они изображены на рис. 2 и 6. Недостатком этого варианта схемы было выпадение из ее общей структуры комплексов реакций метаболизма жирных кислот, кислот с разветвленным углеродным скелетом и низкомолекулярных предшественников изопреноидных соединений.

В настоящем издании эти недостатки преодолены благодаря тому, что удалось найти способ единообразного изображения перечисленных путей метаболизма в рамках всей структуры схемы. Это выполнено следующим образом.

Наряду с основными последовательностями, обозначенными буквами, на рис. 2 присутствует еще одна периодическая последовательность, имеющая несколько иной вид. Эта последовательность включает реакции перехода от глиоксилата к оксалоацетату и от

оксалоацетата к оксалосукцинату. От основных последовательностей эта последовательность отличается отсутствием в повторяющихся интервалах реакций декарбоксилирования ди- и трикарбоновых 2-оксокислот по 3-карбоксильной группе. Поэтому она может быть названа укороченной. Отсутствие реакции декарбоксилирования по 3-карбоксильной группе в укороченной последовательности приводит к тому, что метиленовая (CH_2) гомологическая группа, на которую различаются соответствующие соединения в смежных интервалах основных последовательностей, получает карбоксильную группу и превращается в карбоксиметиленовую гомологическую группу (HCCOOH).

Из рис. 2 нетрудно также видеть, что последовательности $\text{M/D}(\text{n/i};\text{i}'')$ и $\text{D/T}(\text{n/i}'')$ начинаются с интервалов укороченной последовательности, а сама укороченная последовательность образует своеобразную ось симметрии, смысл которой заключается в том, что метаболиты, равноудаленные от этой оси в рядах функционально аналогичных соединений, оказываются изомерами. Это дает основание назвать такую ось осью изомерной симметрии. Аналогичная ось имеется также между сериями циклов $\text{M/D}(\text{n/i};\text{i}'')$ и $\text{D/T}(\text{n/i}'')$ на рис. 6.

Наличие симметричного размещения изомеров относительно оси изомерной симметрии подсказывает способ организации материала по метаболизму карбоновых кислот, отличающийся от использованного в первом издании метаболической карты [1]. В общем виде этот способ состоит в повороте вокруг оси изомерной симметрии последовательностей и циклов $\text{M/D}(\text{n/i};\text{i}'')$ и $\text{M/D}(\text{i/i}'')$, их наложении друг на друга и на последовательности и циклы $\text{D/T}(\text{n/i}'')$. При этом периодические последовательности и группы циклов смещаются и деформируются таким образом, чтобы, с одной стороны, сохранить их периодическую форму, а с другой – разместить соединения с одинаковым числом атомов углерода в скелете друг под другом в вертикальных колонках, а функционально аналогичные соединения – в горизонтальных рядах.

Способ формирования схемы метаболизма карбоновых кислот проиллюстрирован упрощенной вспомогательной схемой на рис. 4. Ее основу составляют периодические последовательности реакций линейных и разветвленных жирных кислот (рис. 1), последовательности реакций кислот с коротким углеродным скелетом (рис. 2) и циклы (рис. 6), развернутые вокруг оси изомерной симметрии и совмещенные друг с другом, а также по-

следовательности реакций биосинтеза скелетов предшественников разветвленных аминокислот (рис. 3) и предшественников изопреноидных и гомоизопреноидных соединений (рис. 5). В верхней части схемы представлены цикл лимонной кислоты (рис. 8) и глиоксилатный цикл (рис. 7), а также реакции гипотетических парных им циклов. В средней части слева направо – цикл дикарбоновых кислот и другие аналогичные ему циклы (рис. 6). Для того, чтобы сделать более понятным способ совмещения периодических последовательностей реакций и циклов, одинаковые реакции на рис. 1-3, 5-8 и на вспомогательной схеме (рис. 4) обозначены стрелками одинаковой толщины и одного цвета. Так, реакции последовательностей жирных кислот (рис. 1) выделены тонкими стрелками красного цвета, реакции последовательностей кислот с коротким углеродным скелетом (рис. 2) – стрелками синего цвета, реакции циклов расщепления глиоксилата (рис. 6) – стрелками зеленого цвета, основные реакции гипотетического пируватного цикла (рис. 7 (б)), реакции предшественников аминокислот с разветвленным скелетом (рис. 3) и дополнительные реакции на рис. 4, отсутствующие на других рисунках, – тонкими черными стрелками, реакции предшественников изопреноидов и гомоизопреноидов (рис. 5) – жирными черными стрелками. Реакции цикла лимонной кислоты и гипотетического цикла метиллимонной кислоты (рис. 8) выделены на всех рисунках красными жирными стрелками. Кроме того, жирными стрелками выделены все совпадающие реакции периодических последовательностей и циклов. Эти стрелки имеют цвет, одинаковый с основным цветом стрелок на одном из рисунков.

Структура основной схемы в деталях отличается от структуры упрощенной вспомогательной схемы. Главное назначение основной схемы – служить справочным пособием. Поэтому на некоторых участках основной схемы ясность структуры принесена в жертву увеличению объема фактического материала и его уплотнению. Так, на основной схеме не приведены формулы легко прогнозируемых метаболитов, а штриховыми стрелками отмечено лишь небольшое число из прогнозируемых на вспомогательной схеме реакций, которые придают структуре последней большую упорядоченность.

Необходимо отметить одну особенность в построении периодических последовательностей и циклов, которая имеет значение при их совмещении и образовании общей схемы. Эта особенность состоит в том, что многосубстратные реакции, различающиеся

лишь одним субстратом, представлены на схемах как односубстратные, по отношению к различающемуся субстрату. Если они различаются по первому субстрату, то второй субстрат рассматривается при этом как одинаковое для всех реакций внешнее условие и обозначается аббревиатурой. Если в качестве одинакового для всех реакций выступает первый субстрат, то реакции рассматриваются как односубстратные по второму субстрату и аббревиатурой обозначается первый субстрат. Это приводит к тому, что на разных рисунках одинаковые реакции изображаются по-разному.

Например, реакция конденсации ацетата с глиоксилатом в глиоксилатном цикле (рис. 7 (а)) изображена как односубстратная относительно глиоксилата, а ацетат обозначен аббревиатурой потому, что рядом в соседнем цикле (рис. 7 (б)) протекает аналогичная реакция ацетата с пируватом. В то же время в цикле дикарбоновых кислот (рис. 6) реакция глиоксилата с ацетатом изображена как односубстратная относительно ацетата, а глиоксилат обозначен аббревиатурой. Это обусловлено тем, что в остальных аналогичных циклах в качестве одинакового субстрата выступает глиоксилат. Все сказанное справедливо также и в отношении реакций, в которых образуется два или более продуктов.

Чтобы лучше понимать процесс совмещения симметричных комплексов реакций, на вспомогательной схеме во всех случаях приводятся обе формы записи. Однако необходимость уплотнения информации вынуждает отказаться от двойной формы записи одинаковых реакций на основной схеме. При этом, выигрывая в информативности, основная схема несколько теряет в упорядоченности и универсальности своей структуры. Например, вследствие отсутствия соответствующего варианта записи реакции конденсации глиоксилата с ацетатом на основной схеме не представлен в явном виде цикл дикарбоновых кислот, присутствующий на вспомогательной схеме.

Образующиеся на схеме при совмещении периодических последовательностей и циклов ряды функционально аналогичных соединений и колонки соединений с одинаковым числом атомов углерода в скелете объединены в группы.

Ряды на вспомогательной схеме подразделяются на три группы: группу рядов монокарбоновых кислот (М) и их производных, группу рядов дикарбоновых кислот (Д) и их производных, группу рядов трикарбоновых кислот (Т) и их производных.

В отличие от вспомогательной схемы разделение рядов на группы на основной схеме проведено в строгом соответствии с основностью составляющих ряды соединений. В связи с этим ряды соединений, не являющихся кислотами, выделены в особую группу с нулевой основностью (0). При этом каждая группа рядов на схеме занимает определенный уровень в соответствии с числом карбоксильных групп у составляющих их соединений. Поэтому вместо указания принадлежности ряда к определенной группе можно говорить о рядах соответствующих уровней.

Названия рядов и групп рядов, относящихся к соответствующим уровням, приведены в левой части схемы. Названия рядов каждого уровня в значительной степени повторяются. Благодаря этому система рядов на схеме приобретает периодический вид по вертикали. Вертикальная периодичность схемы метаболизма карбоновых кислот связана с периодичностью укороченной последовательности, рассматривавшейся выше, и обусловлена размещением последней на оси изомерной симметрии.

Отличия в названиях рядов высших уровней от соответствующих рядов нулевого уровня обусловлены отсутствием у соединений рядов этого уровня карбоксильной группы. Несмотря на отличия по форме названий, ряды нулевого уровня по природе составляющих их соединений соответствуют рядам остальных уровней. В частности, альдегиды нулевого уровня соответствуют 2-оксокислотам уровня монокарбоновых кислот, первичные спирты – 2-гидроксикислотам, кетоны – 3-оксокислотам и т.д.

С целью уплотнения материала на основной схеме кетоны сдвоены с дикетонами, а вторичные спирты – с диолами в одних и тех же колонках. Поэтому порядок рядов в нулевом уровне несколько отличается от порядка соответствующих рядов в остальных уровнях.

Для экономии места ряды насыщенных кислот и ряды 3,4-дидегидрокислот на уровне дикарбоновых кислот в основной схеме частично совмещены. Это оказалось возможным ввиду того, что соединения из ряда насыщенных кислот, соответствующие соединениям из ряда 3,4-дидегидрокислот, на схеме отсутствуют. Для различения частично совмещенных рядов используется различие в цвете цветовых полей, обозначающих местоположения соединений.

С целью экономии места на уровне дикарбоновых кислот основной схемы совмещены также ряды 2-оксокислот и 3-оксокислот. При этом 2-оксокислоты со второй карбоксильной группой в 3-м положении могут одновременно рассматриваться как 3-оксокислоты. Двойственная природа этих кислот подтверждается фактом их декарбоксилирования по механизму декарбоксилирования монокарбоновых 3-оксокислот. Следовательно, соответствующие таким оксокислотам гидроксикислоты можно рассматривать и как 2-гидроксикислоты, и как 3-гидроксикислоты. В названиях рядов оксокислот и гидроксикислот этот факт отмечен помещением в круглых скобках альтернативной цифры рядом с основной, которая указывает формальное положение химической группы в молекуле в соответствии с химической номенклатурой. Аналогичная ситуация имеет место на уровне рядов трикарбоновых кислот.

Как уже отмечалось выше, при взаимном совмещении последовательности и циклы вида М/Д(и/и`), М/Д(н/и;и`) и Д/Т (н/и`) деформированы таким образом, чтобы соединения с одинаковым числом атомов углерода, но с различной конфигурацией углеродного скелета молекул оказались расположенными по соседству в смежных вертикальных колонках. Вертикальные колонки, составленные соединениями с одинаковым числом атомов углерода в скелете, объединены в серии колонок. Смежные серии имеют сходную структуру и поэтому названы периодами. Ввиду этого колонки рассматриваются как подпериоды вертикальных периодов схемы.

Принадлежность колонок к периодам обозначена в нижней части схемы цифрами, указывающими на число атомов углерода в заполняющих их соединениях, а соответствие колонок подпериодам помечено буквами «н», «и», «и`», «и`» и т.д. Как и на рис. 2 и 6, буква «н» обозначает линейность углеродного скелета молекул, а буква «и» с различным числом меток «`» – варианты разветвленности углеродного скелета.

На упрощенной схеме реакции метаболизма ароматических соединений не приведены. На основной схеме для обозначения колонок, содержащих ароматические соединения, используется буква «а» с цифровыми индексами, указывающими местоположение гидроксильных групп в ароматическом кольце. В случае, если алифатические и ароматические соединения размещены в одной колонке, буква «а» отделяется от букв «н» или «и» косой разделительной чертой.

Первые три периода составлены одиночными колонками, так как ограниченность числа атомов углерода в молекулах соединений, составляющих периоды, исключает возможность изомерии углеродного скелета. При этом реакции метаболизма глиоксилата, составляющие в значительной степени первые два периода, могут рассматриваться как вырожденное продолжение серии циклов М/Д(н/и;и``) на рис. 6. Четвертый период представлен двумя колонками, пятый – тремя и т.д., в соответствии с возможным числом изомеров, определяемым размерами углеродного скелета молекул.

Периоды схемы закономерно связаны между собой сходными реакциями. Связь между смежными периодами k и $k+1$ осуществляется посредством реакций декарбоксилирования карбоновых кислот, реакций отщепления муравьиной кислоты от альдегидов или реакций конденсации соединений с формальдегидом. Связь между периодами k и $k+2$ схемы осуществляется посредством реакций конденсации насыщенных кислот и оксокислот с двухуглеродными фрагментами (ацетатом, возникающим в процессе расщепления ацетил-СоА или малонил-СоА, глиоксилатом и активным ацетальдегидом в виде соединения с тиаминпирофосфатом) или посредством реакций их отщепления. Связь между периодами k и $k+3$ осуществляется посредством реакций конденсации насыщенных кислот и оксокислот с трехуглеродными фрагментами (пропионат и пируват) или посредством реакций отщепления последних. Связь между периодами k и $k+4$ осуществляется посредством реакций расщепления соответствующих соединений из высших периодов, сопровождающихся образованием четырехуглеродных кислот (сукцината, фумарата и оксалоацетата).

Реакции конденсации ацетил-СоА с оксокислотами, реакции конденсации глиоксилата с насыщенными кислотами, реакции декарбоксилирования и реакции окисления альдегидной группы в карбоксильную на основной схеме связывают соединения, относящиеся к рядам из смежных уровней.

Реакции конденсации изображены на схеме стрелками в виде буквы «Г». Реакции декарбоксилирования изображены стрелками в виде перевернутой на 180° буквы «Г». Ввиду того, что баланс по числу атомов углерода при конденсации с двухуглеродным фрагментом достигается двумя реакциями отщепления углекислого газа, одна стрелка в виде прямой буквы «Г» и две стрелки в виде перевернутой буквы «Г» на схеме часто определяют

наличие циклической последовательности реакций. В этой последовательности, в зависимости от условий, осуществляется либо синтез двухуглеродных фрагментов из углекислого газа и воды, либо, напротив, их расщепление на углекислый газ и воду. Классические примеры таких циклов – циклы расщепления глиоксилата на рис. 6 и цикл лимонной кислоты на рис. 8 (а).

Связь между соединениями внутри периодов осуществляется в реакциях восстановления карбонильных групп в гидроксильные или их окисления в карбоксильные, в обратимых реакциях гидрирования 2,3-дидегидрокислот в насыщенные кислоты и дегидратации гидроксикислот в 2,3-дидегидрокислоты. Эти реакции изображены вертикальными стрелками. В перечисленных реакциях образуется и расщепляется большая часть алифатических 2-оксокислот – предшественников соответствующих аминокислот.

Углеродные скелеты 2-оксоизовалерата и 2-оксоизокапроата – предшественников валина и лейцина – образуются в реакциях конденсации соответственно пирувата и 2-оксобутирата с ацетилтиаминдифосфатом, возникающим в реакции декарбоксилирования пирувата.

Рассматриваемая схема метаболизма карбоновых кислот и их некислотных производных является ключевой, поскольку замыкает на себя остальные. Отношение двух основных из них: схемы метаболизма углеводов и схемы метаболизма азотистых соединений – к схеме метаболизма карбоновых кислот в общем виде показано на рис. 9.

Со схемой метаболизма азотистых соединений рассматриваемая схема связана реакциями окислительного дезаминирования и переаминирования аминокислот и аминов соответственно в оксокислоты и альдегиды. Формулы участвующих в этих реакциях соединений выделены на основной схеме зеленым цветом.

Через формиат, фосфоацетат, глиоксилат, пируват, оксалоацетат и 2-оксоглутарат осуществляется связь начальных периодов схемы метаболизма карбоновых кислот с соответствующими периодами схемы метаболизма углеводов.

Реакции глиоксилатного цикла ведут у растений и некоторых микроорганизмов от жирных кислот через синтез четырехуглеродных дикарбоновых кислот и пирувата к углеводам.

Восьмой, девятый и десятый периоды на основной схеме объединяют в себе исключительно реакции метаболизма ароматических соединений. С левой частью схемы эта группа реакций связана реакциями расщепления. Через реакции синтеза фенилпирувата и 4-оксифенилпирувата эти периоды связаны со схемой метаболизма углеводов. Ввиду того, что в колонках десятого периода не представлены соединения, содержащие меньше двух карбоксильных групп, обозначения этих колонок подняты на уровень дикарбоновых кислот. Формулы соединений, связанных с метаболизмом углеводов, выделены на основной схеме синим цветом.

В нижней части схемы представлены начальные этапы путей биосинтеза и расщепления линейных и разветвленных жирных кислот. Первые наращивают углеводородную цепь в результате реакций конденсации с ацетатом (из малонил-CoA), соединяющих k и $k+2$ периоды схемы. Вторые – в аналогичных реакциях с гомологом ацетата пропионатом (из метилмалонил-CoA), соединяющих k и $k+3$ периоды схемы. Через эти реакции схема связана с метаболизмом липидов.

В шестом и седьмом периодах представлены сходные пути биосинтеза мевалоновой и гомомевалоновой кислот – предшественников, соответственно, изопреноидов (терпенов, стероидов, каротиноидов и т.д.), широко распространенных в живой природе, и менее известных гомоизопренов. Выделение названий этих классов соединений красным цветом, так же как жирных кислот и лигнина, означает, что их метаболизм предполагается изобразить на самостоятельных схемах.

Вертикальная и горизонтальная периодичность схемы метаболизма карбоновых кислот была использована для создания естественной прямоугольной сетки координат. Эта сетка представлена горизонтальными и вертикальными красными линиями, разделяющими группы рядов и серии вертикальных колонок на основной схеме. Удобство пользования такой сеткой координат обусловлено тем, что образуемые пересечением горизонтальных и вертикальных линий прямоугольные блоки включают в себя соединения со строго определенным числом карбоксильных групп и числом атомов в углеродном скелете молекул. На схеме число карбоксильных групп у составляющих блоки соединений определяется названиями уровней рядов и сокращенными их обозначениями: (O), (M), (D) и (T), а число атомов в углеродном скелете молекул – арабскими цифрами в обозначениях колонок.

Смежные блоки имеют сходную структуру, а соответствующие соединения в них, как правило, участвуют в сходных биохимических реакциях.

Как показано на рис. 9, вертикальные линии сетки координат на схеме карбоновых кислот распространяются на схему углеводов и на схему азотистых соединений. Благодаря этому все три схемы объединяются одной общей сеткой координат и образуют однородную целостную структуру.

3. НЕКОТОРЫЕ ОБЛАСТИ ПРАКТИЧЕСКОГО ПРИМЕНЕНИЯ СХЕМЫ

Очевидно, что симметрия схемы может быть использована для систематизации любой закономерно связанной с метаболизмом информации.

Так, соответствие между ферментами и реакциями позволяет рассматривать схему как своеобразную форму систематизации белков по их каталитическим функциям. Ввиду того, что принятая номенклатура ферментов основана на сходстве катализируемых ими реакций, она в значительной степени коррелирует с упорядоченным размещением реакций на схеме. Эта корреляция выражается в совпадении первых трех цифр у кодов ферментов, катализирующих сходные реакции в рядах функциональных аналогов. Совпадение объясняется тем, что начальные цифры кодов номенклатуры и сходство реакций на схеме определяются одними и теми же признаками: сходством модификации одинаковых химических групп субстратов и сходством участвующих в реакциях коферментов. В качестве примеров соответствия кодов рядам метаболитов на схеме можно привести коды лиаз (4.1.3), катализирующих конденсацию 2-оксокислот с ацетил-СоА или коды оксидоредуктаз (1.1.1), осуществляющих взаимопревращения соединений с карбонильными и гидроксильными группами. Таким образом, способ кодирования в существующей номенклатуре ферментов можно рассматривать как отражение симметрии структуры сети реакций метаболизма и на основании этого подвергать дополнениям и совершенствованию. Например, не несущему в настоящее время никакой научной информации четвертому числу кода можно придать смысл положения на схеме субстрата в ряду гомологов.

Задаваемая структурой схемы классификация ферментов может быть распространена и на те белки, которые способны специфически взаимодействовать с метаболитами, но

не обладают каталитическими функциями ферментов. К таким белкам, в частности, относятся пермеазы, узнающие белки рецепторов, а также антитела.

Нарушения обмена веществ, вызываемые неспособностью организма вырабатывать полноценные ферменты в достаточном количестве или отсутствием в пище незаменимых соединений, проявляются соответственно как врожденные заболевания или болезни недостаточности. Эти заболевания составляют довольно пеструю картину и нуждаются в рациональной систематизации. Такая систематизация может быть проведена на основе симметрии сети реакций метаболизма.

Заболевания, вызванные мутационными повреждениями ферментов или механизмов экспрессии кодирующих их генов, могут быть разбиты на группы в соответствии с принадлежностью ферментов к определенным рядам и периодам карты. В качестве примера таких групп можно привести группу болезней, вызываемых недостаточностью декарбоксилаз 2-оксокислот: 2-оксоадипиновая ацидурия (оксоадипатдегидрогиназа), молочный ацидоз (пируватдегидрогиназа), болезнь кленового сиропа (декарбоксилаза разветвленных 2-оксокислот). Рассмотренные болезни связаны с точечными разрывами метаболической сети.

К другому типу заболеваний относятся болезни, вызываемые недостатком коферментов, авитаминозы и болезни недостаточности микроэлементов. Недостаток в организме коферментов приводит к выключению целых классов сходных реакций и, образно говоря, к рассечению метаболической сети по параллельным прямым вдоль рядов функционально аналогичных соединений.

Микроэлементы выполняют в ферментах функции, сходные с функциями органических коферментов. Поэтому вызываемые недостатками микроэлементов болезни по своему механизму аналогичны авитаминозам.

В биохимических исследованиях, медицинской практике и в сельском хозяйстве широкое применение находят соединения, являющиеся ингибиторами ферментов. Эти соединения используются для изучения биохимических процессов вне организма, в моделировании врожденных нарушений обмена веществ и авитаминозов у лабораторных животных, в качестве лекарственных препаратов, а также как средства борьбы с сорняками, насекомыми, грызунами и другими сельскохозяйственными вредителями. Ввиду большого раз-

нообразия эти соединения нуждаются в рациональной систематизации. Ингибиторы подразделяются на природные и искусственные. Последние часто называются антиметаболитами.

В качестве природных ингибиторов обычно выступают метаболиты – функциональные аналоги субстратов ферментов. Во многих случаях это гомологи из смежных периодов карты. Примерами могут служить: малонат – низший гомолог и антагонист сукцината в сукцинатдегидрогеназной реакции, метималонат – аналог малоната и конкурентный ингибитор его биосинтеза. Метаболитами-антагонистами могут регулироваться различные физиологические процессы. В качестве примера можно привести регулирование половых функций парами половых гормонов-аналогов или регулирование сокращений гладкой мускулатуры парами простагландинов-аналогов.

В отличие от природных ингибиторов число возможных антиметаболитов практически не ограничено. Для многих ферментов такие ингибиторы могут быть получены в результате незначительных изменений в строении молекул субстратов. В качестве примера полученных таким образом антиметаболитов-аналогов можно привести фтормалат и фторцитрат. Эти соединения являются антагонистами соответствующих кислот в цикле лимонной кислоты. Очевидно, что такого рода антиметаболиты удобно систематизировать на основе симметрии сети реакций метаболизма, так же как и соответствующие им природные субстраты.

Симметрия сети реакций метаболизма не только обеспечивает рациональную систематизацию информации о метаболизме, но и придает ей прогностические свойства. Прогностические свойства такой систематизации вытекают из стремления симметрии к завершенности, что стимулирует поиск недостающих в ней звеньев. При этом одинаково важными следует считать как положительные результаты целенаправленного поиска отсутствующих элементов симметрии, так и отрицательные. Положительные результаты подтверждают вытекающие из симметрии закономерности. Отрицательные – указывают на существование ограничивающих ее проявление внешних причин и, соответственно, новых, независимых от данной симметрии закономерностей проявления метаболизма.

Уже в процессе составления схемы положенная в ее основу симметрия позволила осуществить целенаправленный поиск в литературе метаболитов и реакций и благодаря этому сделать схему более полной.

Четкое распределение материала на схеме в рядах и периодах, а также использование цветowych полей, подчеркивают возможные пропуски в сети реакций метаболизма и, таким образом, обеспечивают возможность прогнозирования неизвестных соединений и реакций. В качестве подтверждения прогностических свойств схемы могут быть приведены отсутствующие в первом издании карты соединения и реакции, существование которых следовало из симметрии сети реакций метаболизма, и которые представлены в настоящей схеме. Это мезоксалат и реакции его превращений, относящиеся к третьей колонке схемы, реакции высших гомологов дикарбоновых и трикарбоновых кислот, ароматических соединений и т.д.

Нарушения симметрии сети реакций метаболизма, связанные с присутствием уникальных комплексов реакций, могут свидетельствовать о наличии больших не выявленных участков метаболической сети, которые характеризуются симметрией более высокого уровня сложности. В качестве примера можно привести открытие гомоизопреноидов и доказательство аналогичности их биосинтеза биосинтезу обычных изопреноидов (см. рис. 5).

Что касается поиска причин нарушения симметрии сети реакций метаболизма, то перспективным в этом отношении может оказаться изучение приведенных на рис. 6-8 гипотетических парных циклов. Действительно, чтобы объяснить, почему до сих пор не удалось обнаружить функционирования в организмах парных метаболических циклов, необходимо допустить дополнительные, непосредственно не связанные с симметрией причин. Некоторые из этих причин обсуждались выше.

Использование симметрии сети реакций метаболизма в прогнозировании нового материала не ограничивается областью низкомолекулярных соединений и их реакций. Эта симметрия может быть использована для прогнозирования всех видов системно связанной с метаболизмом информации.

Это в первую очередь относится к биополимерам. Так, прогнозирование существования биохимической реакции одновременно является и прогнозированием существования белковой молекулы, обладающей соответствующими ферментативными свойствами. Если

какой-либо низкомолекулярный метаболит служит мономером в биосинтезе полимера, то велика вероятность, что его гомолог из соседнего периода также будет участвовать в аналогичной реакции с образованием соответствующего биополимера.

Эффективным может оказаться использование симметрии метаболической сети для поиска новых антиметаболитов. Так, если антиметаболит образуется в результате модификации части молекулы метаболита, определяющей его принадлежность к данному ряду функциональных аналогов, то посредством сходной модификации могут быть получены антиметаболиты для каждого соединения ряда. Например, исходя из того, что фторцитрат является специфическим ингибитором цитратизомеразы, логично предположить, что фторпроизводные аналогов лимонной кислоты: фторцитрамалат, фторгомоцитрат, фтор-3-карбоксиизокапроат, – также могут быть специфическими ингибиторами соответствующих изомераз. Весьма вероятно, что эти соединения образуются в организме из соответствующих 2-оксокислот и фторацетата подобно тому, как фторцитрат образуется из оксалоацетата и фторацетата.

Изложение материала в учебниках биохимии обычно подразделяется на две части: часть, посвященную характеристике химических свойств метаболитов, и часть, описывающую обмен веществ на основе классических представлений о метаболических путях. Одним из следствий сложности и противоречивости систематизации информации о метаболизме на основе этих представлений является трудность усвоения биохимической информации. Использование в преподавании биохимии представлений о симметрии сети реакций метаболизма позволяет объединить вместе химическую характеристику соединений и описание их метаболизма. В частности, схема позволяет свести характеристику различных классов соединений к описанию рядов функциональных аналогов. При этом закономерное изменение углеродного скелета метаболитов в рядах облегчает запоминание их химических формул.

Периодичность блоковой структуры схемы позволяет на примере строения одного блока или связей между двумя блоками показать общие закономерности строения больших участков метаболической сети. Если для этого выбрать блоки, содержащие важные участки классических метаболических путей, например блоки, включающие реакции цикла лимонной кислоты, глиоксилатного цикла или цикла дикарбоновых кислот, то можно сочетать традиционный подход к описанию метаболизма с подходом, учитывающим симметрию ме-

таболической сети. Сходство между блоками позволяет ограничиться изучением у смежных блоков лишь отличающих их особенностей.

Общая организация схемы такова, что знание последовательности соединений в одном ряду и в одной колонке, а также строения и взаимосвязи двух или трех подходящих блоков в принципе достаточно для того, чтобы составить представление о строении схемы в целом. Поэтому изучение биохимии с использованием периодической схемы метаболизма карбоновых кислот может существенно облегчить полное овладение фактическим материалом и развить способность свободно ориентироваться в сети реакций метаболизма.

Опираясь на коды ферментов и приведенные в конце описания ссылки на литературу обзорного характера, исследователь может использовать схему в качестве удобного путеводителя по оригинальной литературе о метаболизме карбоновых кислот. Перейти от кодов ферментов к литературным источникам проще всего, воспользовавшись одним из двух международных справочных изданий: «Enzyme nomenclature» N.Y-London: Academic Press Inc, 1992 или Schomburg D., Salzmann M. (Eds.), GBF «Enzyme handbook» v.1-7, Berlin-N.Y.: Springer-Verlag, 1990.

При подготовке первого издания схемы вряд ли удалось избежать неточностей и пропусков ввиду сложности и большого объема материала. Поэтому автор будет весьма признателен всем, кто сделает замечания и предложения, способствующие улучшению последующих изданий схемы, особенно если они будут сопровождены ссылками на оригинальную литературу.

В заключение автор выражает глубокую благодарность А.С.Спирину, неизменное внимание и поддержка которого позволили выполнить настоящую работу. Кроме того, автор благодарен В.П.Скулачеву и В.С.Шевелухе за организационную помощь при издании этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимова Е.К., Аствацатурьян А.Г. Биосинтез и окисление жирных кислот нормального строения с нечетным числом атомов С, разветвленных и циклопропановых. – Успехи соврем. биологии, 1973, т.76, № 1(4), с.34-35.
2. Биохимия фенольных соединений. М.: Мир, 1968, 452 с.
3. Дегли С., Никольсон Д. Метаболические пути. М.: Мир, 1973, 312 с.
4. Лукнер М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. М.: Мир, 1979, 548 с.
5. Малыгин А.Г. Карта метаболических путей (периодическая). М.: Наука, 1976, 16 с.
6. Малыгин А.Г. Симметрия сети реакций метаболизма. М.: Наука, 1989, 112 с.
7. Малыгин А.Г. Регулярность в структуре сети реакций метаболизма. Биохимия, 1989, т.54, с.883-894.
- 7а. Малыгин А.Г. Обмен веществ (метаболизм). Химическая энциклопедия. М.: Советская энциклопедия, 1992, Т.3, с. 610-628.
8. Островский Ю.М. Активные центры и группировки в молекуле тиамин. Минск: Наука и техника, 1975, 424 с.
9. Abramsky T., Shemin D. The formation of isoleucine from β -methylaspartic acid in *Escherichia coli* W. – J. Biol. Chem., 1965, vol.240, p.2971-2975.
10. Bayly R.C., Dagley S., Gibson D.T. The metabolism of cresols by species of *Pseudomonas*. – Biochem. J., 1966, vol.101, p.293-301.
11. Bayly R.C., Dagley S. Oxobenzoic acids as metabolites in the bacterial degradation of catechols. – Biochem. J., 1969, vol.111, p.303-307.
12. Booth A.N., Emerson O.H., Jones F.T., DeEds. F. Urinary metabolism of caffeic and chlorogenic acids. – J. Biol. Chem., 1957, vol.229, p.51-59.
13. Booth A.N., Jones F.T., DeEds. F. Metabolic fate of hesperidin, eridictiol, homoeridictiol, and diosmin. – J. Biol. Chem., 1958, vol.230, p.661-668.
14. Booth A.N., Jones F.T., DeEds. F. Metabolic and glucosuria studies on naringin and phloridzin. – J. Biol. Chem., 1958, vol.233, p.280-282.

15. Bue A. and King H.K. The Biosynthesis of β -hydroxycoumarin and dicoumarol by *Aspergatus fumigatus* Fresenius. – *Biochem. J.*, 1970, vol.117, p.237-245.
16. Cordell G.A. Biosynthesis of sesquiterpenes. – *Chem. Rev.*, 1976, vol.76, № 4, p.425-460.
17. Dardenne G.A., Larsen P.O., Wiczorkowska E. Biosynthesis of p-aminophenylalanine: Part of a general scheme for the biosynthesis of chorismic acid derivatives. – *Biochim. et biophys. acta*, 1975, vol.381, № 2, p.416-423.
18. Gunsalus I.C., Gunsalus G.F., Stanier R.Y. Enzymatic conversion of mandelic acid to benzoic acid. – *J. Bact.*, 1953, vol.66, p.538-553.
19. Gyorgy P. and Zilliken F.-W. Biotin. In: *Fermente – Hormone – Vitamine*, Ammon R. and Dirscherl W. (Eds.), Vol.III/1, Thieme Verlag, Stuttgart, 1974.
20. Ibrahim R.K., Towers G.H.N. Conversion of salicylic acid to gentisic acid and o-pyrocatechuic acid, all labelled with carbon-14, in plants.– *Nature (London)*, 1959, vol.184, p.1803.
21. Ingraham J.L., Guymon J.F. and Crowell E.A. The pathway of formation of n-butyl and n-amyl alcohols by a mutant strain of *Saccharomyces cerevisiae*. – *Arch. of Biochem. Biophys.*, 1961, vol.95, p.169-175.
22. Kates M. Biosynthesis of lipids in microorganisms. – *Annu. Rev. Microbiol.*, 1966, vol.20, p.13-42.
23. Kosuge T., Conn E.E. The metabolism of Aromatic Compounds in Higher Plants. – *J. Biol. Chem.*, 1962, vol.237, p.1653-1656.
24. Larsen P.O., Wiczorkowska E. Intermediates in the metabolism of m-carboxysubstituted aromatic aminoacids in plants. Phenylpyruvic acids, mandelic acids, and phenylglyoxylic acids. – *Biochim. et biophys. acta*, 1975, vol.381, № 2, p.409-415.
- 24a. Malygin A.G. Structural Regularity in the Pattern of Metabolic Reaction Network. – *J. Biochemical Organization*, 1992, vol.1, p.31-42.
- 24b. Malygin A.G. Structural Regularity in the Pattern of Metabolic Reaction Network. – *Organization of Biochemical Systems: Structural and Regulatory Aspects*. N.-Y.: Nova Science Publishers, Inc. 1996, p.161-178.

25. McCalla D.R., Neish A.C. Metabolism of phenylpropanoid compounds in salvia. II Biosynthesis of phenolic cinnamic acid.– *Canad. J. Biochem. Physiol.*, 1959, vol.37, p.537-547.
26. Metabolic paths, map 2: Aromatic amino acids. Los Angeles: Calbiochem., 1976, 1 p.
27. Neish A.C. Biosynthetic pathways of aromatic compounds. – *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1960, vol.11, p.55-80.
28. Neish A.C., Biosynthesis of pungenin from C¹⁴-labelled compounds by Colorado Spruce.– *Canad. J. Bot.*, 1959, vol.37, p.1085-1100.
29. Rabin R., Reeves H.C. Glyoxylate in Fatty Acid Metabolism. – *Science*, 1965, vol.150, p.1548-1558.
30. Sherpherd C.J., Villanueva J.R. The oxidation of certain aromatic compounds by the Conidia of *Aspergillus nidulans*. – *J. Gen. Microbiol.*, 1959, vol.20, p.vii.
31. Shoeline R.R., Williams R.T., Wit J.G., Biological dehydroxylation. – *Nature (London)*, 1960, v.188, p.849-850.
32. Strassman M., Ceci L.N. Enzymatic formation of cis-homoaconitic acid, an intermediate in lysine biosynthesis in yeast. – *J. Biol. Chem.*, 1966, vol.241, p.5401-5407.
33. Tustanoff E.R., Stern J.R. Enzymic carboxylation of crotonyl-CoA and the metabolism of glutaric acid. – *Biochem. and Biophys. Res. Commun.*, 1960, vol.3, p.81-86.
34. Virtanen A.I. Alfthan M. New α -ketoacids in green plants. II β -Hydroxy- and γ -hydroxy- α -ketobutyric acids in Cowberries. – *Acta Chem. Scand.*, 1955, vol.9, p.188-192.
35. White A., Handler P., Smith E.L., Hill R.L., Lehman I.R. Principles of biochemistry. Vol.2. N.Y.-London: McGraw-Hill Book Company, 1978.
36. Yano K., Arima K. Metabolism of aromatic compounds by bacteria II. m-Hydroxybenzoic acid hydroxylase A and B; 5; dehydroshikimic acid, a precursor of protocatechuic acid, a new pathway from salicylic acid to gentisic acid. – *J. Gen. Appl. Microbiol.*, 1958, vol.4, p.241-258.

**АЛФАВИТНЫЙ СПИСОК СОЕДИНЕНИЙ
В СИСТЕМЕ КООРДИНАТ СХЕМЫ
«МЕТАБОЛИЗМ КАРБОНОВЫХ КИСЛОТ»**

Названия соединений	Горизонтальная координата	Вертикальная координата
АДИПАТ	6н/а_{1,2,3} ;	(Д)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
АДИПИЛПОЛУАЛЬДЕГИД	6н/а_{1,2,3} ;	(М)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
транс-АКОНИТАТ	6и^{``}/а ;	(Т)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
цис-АКОНИТАТ	6и^{``}/а ;	(Т) 2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
АКРИЛАТ	3 ;	(М) 2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
АЦЕТАЛЬДЕГИД	2 ;	(О)АЛЬДЕГИДЫ см. также ААТРР в реакциях, связывающих соединения колонок 3 и 5и[`] , 4н и 6и^{``}/а , 5и и 7и^{``}
АЦЕТАТ	2 ;	(М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ см. также Ас в реакциях, связывающих соединения колонок 2 и 4н , 4н и 6и^{``}/а , и реакции с участием АсСоА.
АЦЕТОАЦЕТАТ	4н ;	(М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
2-АЦЕТО-2-ГИДРОКСИБУТИРАТ	6и^{``}/а ;	(М)3-ОКСО-2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-АЦЕТО- 2-ГИДРОКСИИЗОВАЛЕРАТ	7и^{``} ;	(М)3-ОКСО-2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
АЦЕТОИН	4н ;	(О)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
2-АЦЕТОЛАКТАТ	5и[`] ;	(М)3-ОКСО-2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
АЦЕТОН	3 ;	(О)КЕТОНЫ
БЕНЗАЛЬДЕГИД	7и^{``}/а ;	(О)АЛЬДЕГИДЫ
БЕНЗОАТ	7и^{``}/а ;	(М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
БЕНЗОИЛАЦЕТАТ	9а ;	(М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
1,2-БЕНЗОХИНОН	6и/а_{1,2} ;	(О)ДИОКСОПРОИЗВОДНЫЕ
1,4-БЕНЗОХИНОН	6и[`]/а_{1,4} ;	(О)ДИОКСОПРОИЗВОДНЫЕ
БИОТИН	7а_{2,3} ;	(М) ω-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
БУТАНАЛЬ	4н ;	(О)АЛЬДЕГИДЫ
2,3-БУТАНДИОЛ	4н ;	(О)ДИОЛЫ
БУТАНОЛ	4н ;	(О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
2-БУТАНОЛ	4н ;	(О)ВТОРИЧНЫЕ СПИРТЫ
БУТИРАТ	4н ;	(М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ см. также ВtСоА в реакциях, связывающих соединения колонок 4н и 8а
ВАЛЕРАТ	5н ;	(М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ см. также VtСоА в реакциях, связывающих соединения колонок 4н и 9а
ВАЛЕРИАНОВАЯ КИСЛОТА		(см.ВАЛЕРАТ)

ВАНИЛАТ	7и/а_{3,4} ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ВАНИЛИН	7и/а_{3,4} ; (О) АЛЬДЕГИДЫ
ВАНИЛОЛ	7и/а_{3,4} ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
ГАЛЛАТ	7и/а_{3,4,5} ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ГВАЯКОЛ	6и/а_{1,2} ; (О)ФЕНОЛЫ
ГЕКСАНОАТ	6и/а_{1,2,3} ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ГЕЛИЦИН	7и`/а₂ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
ГЕНТИЗАТ	7а_{2,5} ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИАДИПАТ	6и/а_{1,2} ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИБЕНЗАЛЬДЕГИД	7а₃ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
4-ГИДРОКСИБЕНЗАЛЬДЕГИД	7и`/а₄ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
3-ГИДРОКСИБЕНЗОАТ	7а₃ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИБЕНЗОАТ	7и`/а₄ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИБЕНЗОИЛАЦЕТАТ	9а₂ ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИБЕНЗОИЛАЦЕТАТ	9а₃ ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИБЕНЗОИЛАЦЕТАТ	9а₄ ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИБУТИРАТ	4и ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИБУТИРАТ	4и ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИБУТИРАТ	4и ; (М) ω -ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИВАЛЕРАТ	5и ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИВАЛЕРАТ	5и ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
5-ГИДРОКСИВАЛЕРАТ	5и ; (М) ω -ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИГЕКСАНОАТ	6и/а_{1,2,3} ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИГЕКСАНОАТ	6и/а_{1,2,3} ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИГЛУТАРАТ	5и ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИГЛУТАРАТ	5и ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИИЗОВАЛЕРАТ	5и ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИИЗОВАЛЕРАТ	5и ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИИЗОГЕКСАНОАТ	6и/а_{1,2} ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИИЗОГЕКСАНОАТ	6и/а_{1,2} ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИКУМАРИН	9а₂ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ*
ГИДРОКСИМАЛОНАТ	3 ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИМАНДЕЛАЛЬ	8а₃ ; (О)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
4-ГИДРОКСИМАНДЕЛАЛЬ	8а₄ ; (О)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
3-ГИДРОКСИМАНДЕЛАТ	8а₃ ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИМАНДЕЛАТ	8а₄ ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИ-3-МЕТИЛГЛУТАРАТ	6и`/а_{1,4} ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИМУКОНИЛПОЛУАЛЬДЕГИД	6и/а_{1,2} ; (М)2-ОКСО-4-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
2-ГИДРОКСИ-3-ОКСОАДИПАТ	6и/а_{1,2,3} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИ-6-ОКСОНОНА- 2,4-ДИЕН-1,9-ДИОАТ	9а₃ ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ГИДРОКСИПИРУВАТ	3 ; (М)2-ОКСО-3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИПРОПИОНАТ	3 ; (М) ω -ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ГИДРОКСИФЕНИЛАЦЕТАТ	8а₂ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИФЕНИЛАЦЕТАТ	8а₃ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИФЕНИЛАЦЕТАТ	8а₄ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИФЕНИЛГЛИОКСИЛАТ	8а₃ ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИФЕНИЛГЛИОКСИЛАТ	8а₄ ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ

4-ГИДРОКСИФЕНИЛЛАКТАТ	9a₄ ; (M)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИФЕНИЛМЕТАНОЛ	7a₃ ; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
4-ГИДРОКСИФЕНИЛМЕТАНОЛ	7и`/a₄ ; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
2-ГИДРОКСИФЕНИЛПИРУВАТ	9a₂ ; (M)2-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИФЕНИЛПИРУВАТ	9a₃ ; (M)2-ОКСОКИСЛОТЫ
4-ГИДРОКСИФЕНИЛПИРУВАТ	9a₄ ; (M)2-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИФЕНИЛПРОПИОНАТ	9a₃ ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
3'-ГИДРОКСИФЕНИЛПРОПИОНАТ	9a ; (M)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ГИДРОКСИФЕНИЛЭТИЛЕНГЛИКОЛЬ	8a₃ ; (O)ДИОЛЫ
4-ГИДРОКСИФЕНИЛЭТИЛЕНГЛИКОЛЬ	8a₄ ; (O)ДИОЛЫ
3-ГИДРОКСИ-3-ЭТИЛГЛУТАРАТ	7и`/a₂ ; (D)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ГИДРОХИНОН	6и`/a_{1,4} ; (O)ФЕНОЛЫ
ГЛИКОЛАТ	2 ; (M)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ГЛИКОЛЬАЛЬДЕГИД	2 ; (O)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
ГЛИОКСИЛАТ	2 ; (M)2-ОКСОКИСЛОТЫ
	см. также Glx в реакциях, связывающих соединения колонок 3 и 5и , 4и и 6и`/a , 5и и 7и` , 5и и 7и`/a₄
ГЛИЦЕРАТ	3 ; (M)ДИГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ГЛУТАКОНАТ	5и ; (D)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
ГЛУТАРАТ	5и ; (D)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ГЛУТАРИЛПОЛУАЛЬДЕГИД	5и ; (M)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
цис-ГОМОАКОНИТАТ	7и`/a₄ ; (T)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
ГОМОВАНИЛАТ	8a_{3,4} ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ГОМОГЕНТИЗАТ	8a_{2,5} ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ГОМОИЗОПРЕНОИДЫ	7и`/a₂ ; (M)3-ОКСО-2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
ГОМОИЗОЦИТРАТ	7и`/a₄ ; (T)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ГОМОМЕВАЛОНАТ	7и`/a₂ ; (M)ω-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ГОМОМЕВАЛЬДАТ	7и`/a₂ ; (M)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
ГОМОПРОТОКАТЕХАТ	8a_{3,4} ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ГОМОЦИТРАТ	7и`/a₄ ; (T)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ДЕГИДРОПАНТОАТ	6и` ; (M)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
5-ДЕГИДРОХИННАТ	7и/a_{3,4,5} ; (M)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
5-ДЕГИДРОШИКИМАТ	7и/a_{3,4,5} ; (M)3-ОКСОКИСЛОТЫ*
ДИАЦЕТИЛ	4и ; (O)ДИОКСОПРОИЗВОДНЫЕ
3,4-ДИГИДРОКСИБЕНЗАЛЬДЕГИД	7и/a_{3,4} ; (O)АЛЬДЕГИДЫ
3,4-ДИГИДРОКСИБЕНЗОИЛАЦЕТАТ	9a_{3,4} ; (M)3-ОКСОКИСЛОТЫ
2,3-ДИГИДРОКСИИЗОВАЛЕРАТ	5и ; (M)ДИГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3,4-ДИГИДРОКСИМАНДЕЛАТ	8a_{3,4} ; (M)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2,3-ДИГИДРОКСИ-3-МЕТИЛВАЛЕРАТ	6и`/a_{1,4} ; (M)ДИГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2,3'-ДИГИДРОКСИФЕНИЛПРОПИОНАТ	9a₂ ; (M)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3',4-ДИГИДРОКСИФЕНИЛПРОПИОНАТ	9a₄ ; (M)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3,3'-ДИГИДРОКСИФЕНИЛПРОПИОНАТ	9a₃ ; (M)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ДИГИДРОКСИФУМАРАТ	4и ; (D)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
ДИГИДРОКУМАРИН	9a₂ ; (O)ДИОЛЫ*
2,3-ДИДЕГИДРОВАЛЕРАТ	5и ; (M)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2,3-ДИДЕГИДРОГЕКСАНОАТ	6и/a_{1,2,3} ; (M)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2,3-ДИДЕГИДРОИЗОГЕКСАНОАТ	6и/a_{1,2} ; (M)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ

ДИКУМАРОЛ	9a₂ ; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ*
2,3-ДИМЕТИЛМАЛАТ	6и^{''''} ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3,3-ДИМЕТИЛМАЛАТ	6и^{''''} ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2,3-ДИМЕТИЛМАЛЕАТ(ц)	6и^{''''} ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКСИЛОТЫ
ДИМЕТИЛОКСАЛОАЦЕТАТ	6и^{''''} ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
ДИМЕТИЛЦИТРАКОНАТ(ц)	7и^{''''} ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКСИЛОТЫ
2,5-ДОФАЦЕТАЛЬ	8a_{2,5} ; (O)АЛЬДЕГИДЫ
3,4-ДОФАЦЕТАЛЬ	8a_{3,4} ; (O)АЛЬДЕГИДЫ
3,4-ДОФГЛИКОЛАЛЬ	8a_{3,4} ; (O)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
3,4-ДОФГЛИОКСИЛАТ	8a_{3,4} ; (M)2-ОКСОКИСЛОТЫ
3,4-ДОФЛАКТАТ	9a_{3,4} ; (M)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3,4-ДОФМЕТАНОЛ	7и/a_{3,4} ; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
3,4-ДОФПИРУВАТ	9a_{3,4} ; (M)2-ОКСОКИСЛОТЫ
2,3-ДОФПРОПИОНАТ	9a_{2,3} ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
3,4-ДОФПРОПИОНАТ	9a_{3,4} ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
3,4-ДОФЭТАНОЛ	8a_{3,4} ; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
3,4-ДОФЭТИЛЕНГЛИКОЛЬ	8a_{3,4} ; (O)ДИОЛЫ
ЕНОЛОКСАЛОАЦЕТАТ	4и ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
3-ЕНОЛПИРУВАТ-5-ФОСФОШИКИМАТ	10a ; (Т)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ*
ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ	7и^{''''} ; (M)3-ОКСОКИСЛОТЫ*
ИЗОБУТАНАЛЬ	4и ; (O)АЛЬДЕГИДЫ
ИЗОБУТАНОЛ	4и ; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
ИЗОБУТИРАТ	4и ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ИЗОВАЛЕРАТ	5и ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ИЗОГЕКСАНОАТ	6и/a_{1,2} ; (M)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ИЗОПЕНТАНАЛЬ	5и ; (O)АЛЬДЕГИДЫ
ИЗОПЕНТАНОЛ	5и ; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
ИЗОПРЕНОИДЫ	6и/a_{1,4} ; (M)3-ОКСО-2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
ИЗОПРЕФЕНАТ	10a₄ ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
ИЗОПРОПАНОЛ	3 ; (O)ВТОРИЧНЫЕ СПИРТЫ
2-ИЗОПРОПИЛМАЛАТ	7и^{''''} ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ИЗОПРОПИЛМАЛАТ	7и^{''''} ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ИЗОПРОПИЛОКСАЛОАЦЕТАТ	7и^{''''} ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
ИЗОХОРИЗМАТ	10a₄ ; (Т)2,3-ДИДЕГИДРОКСИЛОТЫ*
ИЗОЦИТРАМАЛАТ	5и ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ИЗОЦИТРАТ	6и^{''/a} ; (Т)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ИТАКОНАТ	5и ; (Д)3,4-ДИДЕГИДРОКСИЛОТЫ (см.ГЕКСАНОАТ)
КАПРОНОВАЯ КИСЛОТА	
3-КАРБОКСИ-2-ГИДРОКСИМУКОНИЛ- ПОЛУАЛЬДЕГИД	7и^{''/a₄} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
4-КАРБОКСИ-2-ГИДРОКСИМУКОНИЛ- ПОЛУАЛЬДЕГИД	7и^{''/a} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
4-КАРБОКСИ-4-ГИДРОКСИ-2-ОКСОАДИПАТ	7и^{''/a₄} ; (Т)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-КАРБОКСИ-4-ГИДРОКСИФЕНИЛГЛИКОЛАТ	9a₄ ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-КАРБОКСИ-4-ГИДРОКСИФЕНИЛГЛИОКСИЛАТ	9a₄ ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
3-КАРБОКСИ-4-ГИДРОКСИФЕНИЛПИРУВАТ	10a₄ ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
5-КАРБОКСИМЕТИЛ- 2-ГИДРОКСИ- МУКОНИЛ ПОЛУАЛЬДЕГИД	8a₄ ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ

3-КАРБОКСИМЕТИЛ-цис-цис-МУКОНАТ	8a₄ ; (Т)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2-КАРБОКСИ-цис-цис-МУКОНАТ	7и/a_{3,4} ; (Т)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
3-КАРБОКСИ-цис-цис-МУКОНАТ	7и``/a ; (Т)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
4-КАРБОКСИМУКОНОЛАКТОН	7и``/a ; (Т)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
3-КАРБОКСИФЕНИЛГЛИКОЛАТ	9a ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-КАРБОКСИФЕНИЛГЛИОКСИЛАТ	9a ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
3-КАРБОКСИФЕНИЛПИРУВАТ	10a ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
3-(2-КАРБОКСИЭТЕНИЛ)-цис-цис-МУКОНАТ	9a₄ ; (Т)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
КАТЕХОЛ	6и/a_{1,2} ; (О)ФЕНОЛЫ
КАФФЕАТ	9a_{3,4} ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2-КЕТО-3-ДЕЗОКСИАРАБИНОГЕПТОНАТ	7и/a_{3,4,5} ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
КОНИФЕРАЛЬ	9a_{3,4} ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
КОНИФЕРОЛ	9a_{3,4} ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
КОРИЧНАЯ КИСЛОТА	(см.ЦИННАМАТ)
КОЭНЗИМ А	6и`` ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
м-КРЕЗОЛ	7a₃ ; (О)ФЕНОЛЫ
п-КРЕЗОЛ	7и``/a₄ ; (О)ФЕНОЛЫ
КРОТОНАТ	4и ; (М) 2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
п-КУМАРАЛЬ	9a₄ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
о-КУМАРАТ(т)	9a₂ ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
м-КУМАРАТ	9a₃ ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
п-КУМАРАТ	9a₄ ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
КУМАРИН	9a₂ ; (О)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
о-КУМАРИНАТ(ц)	9a₂ ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
п-КУМАРОЛ	9a₄ ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
ЛИГНИН	9a₃ ; (О)ДИОЛЫ*
ЛАКТАЛЬДЕГИД	3 ; (О)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
ЛАКТАТ	3 ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ЛИМОННАЯ КИСЛОТА	(см.ЦИТРАТ)
ЛИПОАТ	7и``/a ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ *
МАЛАТ	4и ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МАЛЕАТ(ц)	4и ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
МАЛЕИЛАЦЕТОАЦЕТАТ(ц)	8a_{2,5} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МАЛЕИЛПИРУВАТ(ц)	7a_{2,5} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МАЛОНАТ	3 ; (Д)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
	см. также МСоА в реакциях
	биосинтеза линейных жирных кислот
МАЛОНИЛПОЛУАЛЬДЕГИД	3 ; (М)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
МАНДЕЛАТ	8a ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МАСЛЯНАЯ КИСЛОТА	(см.БУТИРАТ)
МЕВАЛОНАТ	6и``/a_{1,4} ; (М)ω-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МЕВАЛЬДАТ	6и``/a_{1,4} ; (М)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
МЕЗАКОНАТ(т)	5и ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
МЕЗОКСАЛАТ	3 ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
МЕЛИПОТАТ	9a₂ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
МЕТАКРИЛАТ	4и ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
МЕТАНОЛ	1 ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
2-МЕТИЛАКОНИТАТ	7и`` ; (Т)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ

2-МЕТИЛАЦЕТОАЦЕТАТ	5и` ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
2-МЕТИЛБУТАНАЛЬ	5и` ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
2-МЕТИЛБУТАНОЛ	5и` ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
2-МЕТИЛБУТИРАТ	5и` ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
2-МЕТИЛ-3-ГИДРОКСИБУТИРАТ	5и` ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-МЕТИЛ-3-ГИДРОКСИПРОПИОНАТ	4и ; (М) ω -ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МЕТИЛГЛИОКСАЛЬ	3 ; (О)ДИОКСОПРОИЗВОДНЫЕ
3-МЕТИЛГЛУТАКОНАТ	6и`/a_{1,4} ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2-МЕТИЛЕНГЛУТАРАТ	6и/a_{1,2} ; (Д)3,4-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ*
МЕТИЛИЗОПРОПИЛКЕТОН	5и ; (О)КЕТОНЫ
2-МЕТИЛИЗОЦИТРАТ	7и`` ; (Т)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МЕТИЛИТАКОНАТ	6и`` ; (Д)3,4-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
3-МЕТИЛКРОТОНАТ	5и ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
МЕТИЛМАЛОНАТ	4и ; (Д)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ см. также ММСоА в реакциях биосинтеза разветвленных жирных кислот, связывающих соединения колонок 2 и 5и` , 6и/a_{1,2,3} и 7и``
МЕТИЛМАЛОНИЛПОЛУАЛЬДЕГИД	4и ; (М)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
МЕТИЛОКСАЛОАЦЕТАТ	5и ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
МЕТИЛПРОПИЛКЕТОН	5и ; (О)КЕТОНЫ
2-МЕТИЛЦИТРАТ	7и`` ; (Т)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
МЕТИЛЭТИЛКЕТОН	4и ; (О)КЕТОНЫ (см.ЛАКТАТ)
МОЛОЧНАЯ КИСЛОТА	
цис-цис-МУКОНАТ	6и/a_{1,2} ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
МУКОНОЛАКТОН	6и/a_{1,2} ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ (см.ФОРМИАТ)
МУРАВЬИНАЯ КИСЛОТА	
ОКСАЛАТ	2 ; (Д)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ОКСАЛОАЦЕТАТ	4и ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ см. также ОхАс в реакциях, связывающие соединения колонок 2 и 6и``/a , 3 и 7и``/a₄
ОКСАЛОГЛУТАРАТ	7и``/a₄ ; (Т)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ОКСАЛОМАЛАТ	6и``/a ; (Т)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ОКСАЛОСУКЦИНАТ	6и``/a ; (Т)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСОАДИПАТ	6и/a_{1,2} ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ОКСОАДИПАТ	6и/a_{1,2,3} ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ОКСОАДИПАТЕНОЛЛАКТОН	6и/a_{1,2,3} ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСОБУТИРАТ	4и ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСОВАЛЕРАТ	5и ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ОКСОВАЛЕРАТ	5и ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСОГЕКСАНОАТ	6и/a_{1,2,3} ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ОКСОГЕКСАНОАТ	6и/a_{1,2,3} ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСО-3-ГИДРОКСИБУТИРАТ	4и ; (М)2-ОКСО-3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСО-4-ГИДРОКСИБУТИРАТ	4и ; (М)2-ОКСО-4-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСО-4-ГИДРОКСИВАЛЕРАТ	5и ; (М)2-ОКСО-4-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСО-4-ГИДРОКСИГЛУТАРАТ	5и ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСО-3-ГИДРОКСИИЗОВАЛЕРАТ	5и ; (М)2-ОКСО-3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСО-3-ГИДРОКСИ-3-МЕТИЛВАЛЕРАТ	6и`/a_{1,4} ; (М)2-ОКСО-3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ

2-ОКСО-4-ГИДРОКСИ-4-МЕТИЛГЛУТАРАТ	6и/а_{1,2} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСОГЛУТАРАТ	5н ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСОИЗОВАЛЕРАТ	5и ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСОИЗОГЕКСАНОАТ	6и/а_{1,2} ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
3-ОКСОИЗОГЕКСАНОАТ	6и/а_{1,2} ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСО-3-МЕТИЛВАЛЕРАТ	6и`/а_{1,4} ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
2-ОКСОПАНТОАТ	6и`` ; (М)2-ОКСО-4-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
2-ОКСОПИМЕЛАТ	7н/а_{3,4,5} ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
ПАНТОАТ	6и`` ; (М)ω-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ПЕНТАНАЛЬ	5н ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
2,3-ПЕНТАНДИОЛ	5н ; (О)ДИОЛЫ
2,3-ПЕНТАНДИОН	5н ; (О)ДИОКСОПРОИЗВОДНЫЕ
ПЕНТАНОЛ	5н ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
2-ПЕНТАНОН-3-ОЛ	5н ; (О)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
ПИМЕЛАТ	7н/а_{3,4,5} ; (Д)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ПИРОВИНОГРАДНАЯ КИСЛОТА	(см.ПИРУВАТ)
ПИРОГАЛЛОЛ	6и/а_{1,2,3} ; (О)ФЕНОЛЫ
ПИРОКАТЕХАТ	7а_{2,3} ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ПИРУВАТ	3 ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ см. также Руг в реакциях, связывающих соединения колонок 1 и 4н , 2 и 5н , 3 и 6и/а_{1,2} , 7и``/а₄ и 10а , 7и`/а₂ и 10а₄
ПРЕФЕНАТ	10а ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
ПРОПАНАЛЬ	3 ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
1,2-ПРОПАНДИОЛ	3 ; (О)ДИОЛЫ
ПРОПАНОЛ	3 ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
2-ПРОПИЛМАЛАТ	7и``/а₄ ; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ПРОПИЛМАЛАТ	7и``/а₄ ; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ПРОПИЛМАЛЕАТ(ц)	7и``/а₄ ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
ПРОПИЛОКСАЛОАЦЕТАТ	7и``/а₄ ; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
ПРОПИЛФУМАРАТ(т)	7и``/а₄ ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2-ПРОПИЛЦИТРАТ	9а ; (Т)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ПРОПИОНАТ	3 ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ см. также РгСоА в реакциях, связывающих соединения колонок 2 и 5и` , 4н и 7и`` , 6и/а_{1,2,3} и 7и``
ПРОТОКАТЕХАТ	7и/а_{3,4} ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ПУНГЕНИН	8а_{2,5} ; (О)АЛЬДОЛИ И КЕТОЛЫ
САЛИГЕНИН	7и`/а₂ ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
САЛИЦИЛАЛЬ	7и`/а₂ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
САЛИЦИЛАТ	7и`/а₂ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
САЛИЦИН	7и`/а₂ ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
СИНАПАЛЬ	9а_{3,4,5} ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
СИНАПАТ	9а_{3,4,5} ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
СИНАПОЛ	9а_{3,4,5} ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
СИРЕНАТ	7н/а_{3,4,5} ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
СУКЦИНАТ	4н ; (Д)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ см. также Суc и SATPP в реакциях,

	связывающих соединения колонок 2 и 6и`/а , 3 и 7и` и 2 и 6н/а_{1,2,3} соответственно
СУКЦИНИЛПОЛУАЛЬДЕГИД	4н ; (М)ПОЛУАЛЬДЕГИДЫ
ТАРТРОНИЛПОЛУАЛЬДЕГИД	3 ; (М)3-ОКСО-2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ (см.ГИДРОКСИМАЛОНАТ)
ТАРТРОНОВАЯ КИСЛОТА	
3,3',4,5-ТЕТРАГИДРОКСИ- ФЕНИЛПРОПИОНАТ	9а_{3,4,5} ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ТИГЛАТ	5и` ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
м-ТИРОЗАЛЬ	8а₃ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
о-ТИРОЗАЛЬ	8а₂ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
п-ТИРОЗАЛЬ	8а₄ ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
м-ТИРОЗОЛ	8а₃ ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
п-ТИРОЗОЛ	8а₄ ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
3,4,5-ТРИГИДРОКСИБЕНЗОИЛАЦЕТАТ	9а_{3,4,5} ; (М)3-ОКСОКИСЛОТЫ
3,3',4-ТРИГИДРОКСИФЕНИЛПРОПИОНАТ	9а_{3,4} ; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ (см.АЦЕТАТ)
УКСУСНАЯ КИСЛОТА	8а ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
ФЕНИЛАЦЕТАЛЬ	8а ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ФЕНИЛАЦЕТАТ	8а ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
ФЕНИЛГЛИОКСИЛАТ	9а ; (М)ДИГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
ФЕНИЛЕНОЛПИРУВАТ	9а ; (М)2-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ФЕНИЛЛАКТАТ	7и`/а ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
ФЕНИЛМЕТАНОЛ	9а ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ
ФЕНИЛПИРУВАТ	8а ; (О)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
ФЕНИЛЭТАНОЛ	6и`/а ; (О)ФЕНОЛЫ
ФЕНОЛ	9а_{3,4} ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
ФЕРУЛАТ	9а₄ ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ФЛОРЕТАТ	1 ; (О)АЛЬДЕГИДЫ см. также Н ₂ СО и FАТРР в реакциях, связывающих соединения колонок 2 и 3 , 5и и 6и`
ФОРМАЛЬДЕГИД	
ФОРМИАТ	1 ; (М)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ см. также НСООН в реакциях, связывающих соединения колонок 5н и 6и/а_{1,2} , 6и/а_{1,2} и 7и`/а
ФОСФОЕНОЛПИРУВАТ	3 ; (М)2-ОКСОКИСЛОТЫ* см. также РЕР в реакции, связывающей соединения колонок 7н/а_{3,4,5} и 10а
5-ФОСФОШИКИМАТ	7н/а_{3,4,5} ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ *
ФУМАРАТ(τ)	4н ; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ см. также Fum в реакциях, связывающих соединения колонок 3 и 7а_{2,5} , 4н и 8а_{2,5}
ФУМАРИЛАЦЕТОАЦЕТАТ(τ)	8а_{2,5} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ФУМАРИЛПИРУВАТ(τ)	7а_{2,5} ; (Д)ОКСОГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ХОРИЗМАТ	10а ; (Т)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ*
ЦИННАМАЛЬ	9а ; (О)АЛЬДЕГИДЫ
ЦИННАМАТ	9а ; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ

ЦИННАМОЛ	9a; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
ЦИТРАКОНАТ(ц)	5и; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
ЦИТРАМАЛАТ	5и; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ЦИТРАТ	6и`/a; (Т)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ШИКИМАТ	7и/a_{3,4,5}; (М)3-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ*
ЩАВЕЛЕВАЯ КИСЛОТА	(см.ОКСАЛАТ)
ЭТАНОЛ	2; (O)ПЕРВИЧНЫЕ СПИРТЫ
3-ЭТИЛГЛУТАКОНАТ	7и/a₂; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
ЭТИЛЕНГЛИКОЛЬ	2; (O)ДИОЛЫ
3-ЭТИЛКРОТОНАТ	6и`/a_{1,4}; (М)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2-ЭТИЛМАЛАТ	6и`/a; (Д)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
3-ЭТИЛМАЛАТ	6и`/a; (Д)2(3)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ЭТИЛМАЛЕАТ(ц)	6и`/a; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
ЭТИЛМАЛОНАТ	5и`; (Д)НАСЫЩЕННЫЕ КИСЛОТЫ
ЭТИЛОКСАЛОАЦЕТАТ	6и`/a; (Д)2(3)-ОКСОКИСЛОТЫ
ЭТИЛФУМАРАТ(τ)	6и`/a; (Д)2,3-ДИДЕГИДРОКИСЛОТЫ
2-ЭТИЛЦИТРАТ	8a; (Т)3(2)-ГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ЭХИМИДАТ	7и`; (М)ДИГИДРОКСИКИСЛОТЫ
ЯБЛОЧНАЯ КИСЛОТА	(см.МАЛАТ)
ЯНТАРНАЯ КИСЛОТА	(см.СУКЦИНАТ)

* Названия рядов не соответствуют или не вполне соответствуют природе соединений.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	4
1. СИММЕТРИЧНЫЕ КОМПЛЕКСЫ РЕАКЦИЙ.....
1.1. Периодические последовательности реакций.....	5
1.2. Циклы.....	10
2. СТРУКТУРА СХЕМЫ.....	13
3. НЕКОТОРЫЕ ОБЛАСТИ ПРАКТИЧЕСКОГО ПРИМЕНЕНИЯ СХЕМЫ.....	22
ЛИТЕРАТУРА.....	28
ПРИЛОЖЕНИЯ.....
1. МЕТАБОЛИЗМ КАРБОНОВЫХ КИСЛОТ (периодическая схема).....см. всгдш
2. АЛФАВИТНЫЙ СПИСОК СОЕДИНЕНИЙ В СИСТЕМЕ КООРДИНАТ СХЕ- МЫ «МЕТАБОЛИЗМ КАРБОНОВЫХ КИСЛОТ».....	31

Научное издание

Малыгин Александр Георгиевич

**МЕТАБОЛИЗМ КАРБОНОВЫХ КИСЛОТ
(периодическая схема)**

*Институт белка и Институт биохимии им. А.Н.Баха РАН.
117071 Москва, Ленинский пр. 33
факс: (095)954-27-32, E-mail: inbio@glas.apc.org*

Подписано к печати с оригинал-макета 25.01.99. Формат 84x108/16. Бумага офсет.
Усл. печ. л. 2,5. Тираж 1300 экз. Заказ №

Лицензия ЛР № 064461 от 22.02.96
«Международная программа образования» 117049 Москва а/я 644 Тел.: 955 3533