

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ АСПЕКТЫ РЕГУЛЯЦИИ АКТИВНОСТИ СУКЦИНАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ В ЛИСТЯХ КУКУРУЗЫ ПРИ ЗАСОЛЕНИИ

О.С. Федорина, Д.Н. Федорин, А.Т. Епринцев

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»

Поступила в редакцию 23.09.2024 г.

Аннотация. Засоленность почв существенно влияет на метаболизм произрастающих на них растений. Избыток солей вызывает в клетках растений осмотическое и токсическое напряжение и приводит к формированию специфического адаптивного ответа. Он может выражаться в увеличении содержания сукцината и других промежуточных продуктов ЦТК, в то время как митохондриальное дыхание смещается от превращения 2-оксoglутарата в цикле ЦТК к шунтированию γ -аминомасляной кислоты (ГАМК). ГАМК-шунт помогает клеткам растений противостоять стрессовым условиям, т.к. поддерживает необходимый уровень метаболитов. В митохондриях сукцинатдегидрогеназа (СДГ) катализирует ФАД-зависимое окисление сукцината до фумарата в составе метаболизма, которые организуют метаболические потоки митохондриального матрикса. Комплекс СДГ состоит из четырех основных субъединиц (SDH1–SDH4) и множества кофакторов, которые необходимы для сборки (SDHAF2 и SDHAF4) и стабилизации (FAC-SDH1 и SDH2), тем самым обеспечивая его сложную пространственную организацию и интеграцию во внутреннюю мембрану митохондрий. Проведенные исследования по формированию солевого стресса у проростков кукурузы, инкубированных в 150 мМ хлориде натрия, показали, что в листьях наблюдается повышение содержания транскриптов гена NaCl-индуцируемого белка, являющегося маркером солевого стресса. Динамика активности сукцинатдегидрогеназы в листьях кукурузы при действии солевого стресса свидетельствует об активации данной ферментной системы в модифицированных условиях. Увеличение каталитической активности СДГ при засолении необходимо для поддержания скорости функционирования цикла трикарбоновых кислот и утилизации сукцината, образуемого в ходе работы ГАМК-шунта. При исследовании различных солей на активность СДГ было установлено активирующее действие ионов Na^+ и Cl^- , что свидетельствует об их положительном влиянии на формирование фермент-субстратного комплекса за счет ионизации каталитического центра фермента. Активация сукцинатдегидрогеназы хлоридом, вероятно, обусловлена модификацией поверхностного заряда белка СДГ, что находит отражение в его каталитической активности. Изменение скорости функционирования сукцинатдегидрогеназы при солевом стрессе, представляет собой механизм контроля метаболических потоков при адаптации к стрессу. При этом, действие засоления проявляется на уровне непосредственного взаимодействия с молекулой фермента интермедиатами клетки, в частности анионами.

Ключевые слова: сукцинатдегидрогеназа, кукуруза, солевой стресс, активность фермента.

Метаболизм сукцината в растительной клетке обеспечивается такими ферментами, как сукцинатдегидрогеназа, сукцинатоксидаза, комплекс II ЭТЦ митохондрий, дегидрогеназа полуальдегида янтарной кислоты, что требует координированной системы контроля метаболических потоков, связанных с янтарной кислотой. Высокий генетический полиморфизм сукцинатдегидрогеназы свидетельствует о её важной роли в регуляции метаболизма растений [1].

Стресс, связанный с засолением, считается наиболее разрушительным абиотическим стрессом для урожайности сельскохозяйственных культур. В последние два десятилетия активно изучаются структуры генома и функций транскриптома у растений, подвергнутых солевому стрессу. Хотя исследования в области геномики и транскриптомики указывают на физиологические и биохимические изменения в растениях, они не отражают изменения количества и типа белков, соответствующих экспрессии генов на уровне транскриптома. Кроме того, белки являются более надежным детерминантом соле-

устойчивости, чем простая экспрессия генов, поскольку они играют важную роль в формировании физиологических особенностей фенотипов солеустойчивости. Однако имеется мало информации как о белках, чувствительных к солевому стрессу, так и о их вкладе в общую солеустойчивость растений. Например, солевой стресс снижает уровень АТФ-синтазы у гликофитных банановых растений [2]. Известно, что засоление активирует НАД(Р) Н-хиноноксидоредуктазу, триозофосфатизомеразу и лактоилглутатионлиазу у *H. glomeratus*, увеличивая выработку АТФ в клетках и, таким образом, улучшая солеустойчивость [3]. Растения, чувствительные к солевому стрессу, не могут поддерживать клеточное дыхание и производят меньше энергии, чем требуется для адаптации к солевому стрессу [4]. Изменение работы отдельных ферментных систем, в том числе и сукцинатдегидрогеназы, является механизмом контроля метаболических потоков при адаптации к стрессу. При этом, действие засоления может проявляться как на уровне прямого взаимодействия с молекулой фермента, так и при участии транскрипционных факторов специфических для солевого стресса, контролируемых транскрипционную активность генов-мишеней [4,5].

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

В работе использовали 14-дневные проростки кукурузы (*Zea mays* L.), выращенные гидропонно при 25°C, фотопериоде 12 часов и интенсивности света 90 мкмоль квантов · м⁻² · с⁻¹. Солевой стресс моделировали инкубацией в растворе NaCl в диапазоне концентраций от 60 до 200 мМ, а также 150 мМ KCl и NH₄Cl; контрольные растения выращивались в воде. Отбор образцов проводился в течение 24 ч.

Суммарную клеточную РНК из листьев исследуемых растений выделяли методом фенол-хлороформной экстракции [6]. Обратную транскрипцию РНК осуществляли с использованием обратной транскриптазы М-MuLV RT (Fermentas, Литва). Определение относительного уровня экспрессии исследуемых генов проводили с применением 2-ΔΔCt-метода [7,8].

Активность СДГ определяли спектрофотометрически. Для этого фермент экстрагировали из растительного материала в среде следующего состава: 50 мМ Трис-НСl буфер, (рН 7,5) 1 мМ ЭДТА; 10мМ KCl; 1 мМ MgCl₂. Определение активности проводили на СФ-2000 при 600нм в среде фотометрирования: 30 мМ фосфатный буфер, рН 7.8; 1 мМ ФМС, 0.08 мМ ДХФИФ; 2 мМ азид натрия; 20 мМ сукцинат натрия [9].

Очистку фермента осуществляли в 4 стадии согласно ранее разработанной схеме [10,11] при температуре 0-4°C. Опыты проводили в 3-4 кратной повторности, аналитические определения для каждой пробы осуществляли в трех повторностях. Полученные данные обрабатывали с использованием статистических критериев. Обсуждаются статистически достоверные различия при $p < 0.05$ [12].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для доказательства формирования солевого стресса у экспериментальных проростков, было изучено содержание транскриптов гена NaCl-индуцируемого белка, являющегося маркером солевого стресса [13], в листьях кукурузы, инкубированной в 150 мМ хлориде натрия. На рисунке 1 показано повышение транскриптов данного гена в опытных растениях. Концентрация мРНК уже к третьему часу экспозиции возрастала на 24% по сравнению с контролем. Через шесть часов увеличение содержания транскриптов превышало контрольные значения в 1,74 раза и продолжало возрастать до конца эксперимента (рис. 1). Таким образом показано развитие специфического ответа на солевой стресс в листьях кукурузы на клеточном уровне.

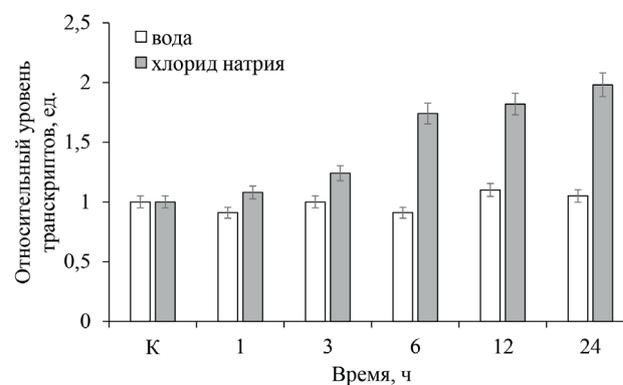


Рис. 1. Относительный уровень транскриптов гена NaCl - индуцибельного белка в листьях кукурузы в условиях солевого стресса.

Изучено функционирование СДГ при засолении 150 мМ хлоридом натрия (рис. 2) и показано, что после шести часов экспозиции стрессор вызывает значительную интенсификацию фермента, активность которого к 24 часам экспозиции превышала данные показатели в контроле в 2,97 раз, т.е. даже при кратковременном солевом стрессе низкие концентрации NaCl могут индуцировать активность СДГ в листьях кукурузы. Эти результаты перекликаются с аналогичными исследованиями, проведенными на *Amaranthus caudatus* L. [4] и у *Fragaria vesca* L. [14].

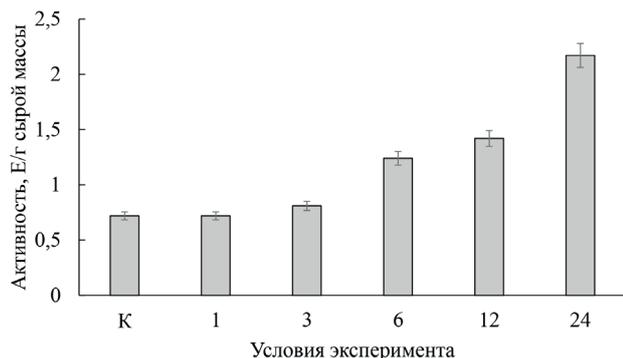


Рис. 2. Влияние 150 мМ NaCl на активность сукцинатдегидрогеназы в листьях кукурузы.

Митохондриальная мембрана снабжена большим количеством ионных каналов, что даёт возможность оперативно менять концентрацию отдельных ионов внутри митохондрии [15]. Катионы и анионы солей, вызывающих засоление среды, могут проникать в митохондрию и напрямую воздействовать на молекулу фермента. Влияние ионов может играть важную роль в регуляции СДГ, особенно на начальных этапах стресса. Для того, чтобы изучить действие некоторых солей на функциональную активность белковой молекулы сукцинатдегидрогеназы была проведена очистка этого фермента из зеленых листьев кукурузы, результаты которой представлены в таблице 1. Влияние катионов и анионов на СДГ было изучено на очищенных препаратах энзима, результаты этих исследований представлены на рисунке 3. Показано, что соли KCl, NaCl и NH₄Cl выступают в качестве активаторов сукцинатдегидрогеназы, в их присутствии энзиматическая активность возрастала в 3,4, 5 и 2 раза соответственно относительно контроля.

Характер солей безусловно влияет на функционирование различных ферментов, однако нет универсального правила, как именно это выражается. Например, в случае липаз (NH₄)₂SO₄ играет роль агента, который обеспечивает наибольшую стабилизацию иммобилизованных ферментов, но с другой стороны, это не подтверждается для других ферментов. Тем не менее, во многих случаях NaCl или Na₂SO₄ позволяли достичь высочайшей стабильности фермента. Кроме того, влияние ионов чувствительно к pH среды. Обычно стабилизирующие эффекты чаще обнаруживаются при pH 7,0 или 5,0, тогда как при pH 9,0 наблюдают негативное

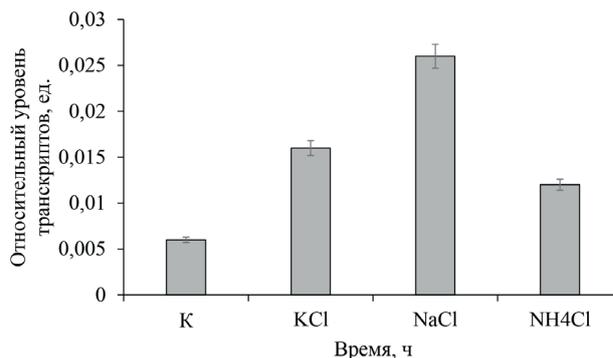


Рис. 3. Влияние различных солей на активность очищенной сукцинатдегидрогеназы. К – активность гомогенного препарата сукцинатдегидрогеназы.

влияние солей. Для бактерий был показан механизм и функции аллостерической активации хлоридом некоторых α-амилаз психрофильного микроорганизма *Pseudoalteromonas haloplanktis* в комплексе с нитратом при 2,1 Å, а также структура мутантов Lys300Gln (2,5 Å) и Lys300Arg (2,25 Å). Нитрат прочно связывается с α-амилазой, но является слабым активатором. Мутация критического хлоридного лиганда Lys300 в Gln приводит к образованию хлорид-независимого фермента, тогда как мутация в Arg имитирует сайт связывания, который обнаружен в α-амилазах животных, однако с более низким сродством к хлориду [16]. Эти структуры показывают, что треугольная конформация хлоридных лигандов и почти экваториальная координация обеспечивают идеальное размещение плоских тригональных одновалентных анионов, таких как NO₃⁻, что объясняет их необычно сильное связывание. Также показано, что для максимальной активации необходим локализованный отрицательный заряд, такой как заряд Cl⁻, а не делокализованный заряд, как в случае нитрата. Мутант Lys300Gln, не содержащий хлоридов, указывает на то, что хлорид не является обязательным для каталитического механизма, но сильно увеличивает реакционную способность в активном центре. Исчезновение предполагаемой каталитической молекулы воды у этого слабоактивного мутанта подтверждает мнение о том, что хлорид помогает поляризовать гидролитическую молекулу воды и увеличивает скорость второй стадии каталитической реакции. Сайт связывания анионов может принимать ионы различного размера с разным

Таблица 1.

Параметры очистки сукцинатдегидрогеназы из листьев кукурузы

	Ферментативные единицы	Удельная активность, Е/мг белка	Выход, %	Степень очистки
СДГ	0,310	0,677	65	84,6

средством [15]. Как показывают кристаллические структуры всех хлорид-зависимых α -амилаз, три белковых лиганда принимают треугольную и почти экваториальную конформацию вокруг хлорид-иона, которая вероятно, объясняет ранее сообщенную связь между константами связывания анионов.

Активация СДГ катионами и анионами объясняется потенциальной активацией митохондриальных K^+ -каналов, связь которых с исследуемым энзимом остается неясной. Активация сукцинатдегидрогеназы хлоридом, вероятно, обусловлена модификацией поверхностного заряда белка СДГ, что влияет на его каталитическую активность [16]. Ранее показано, что при активации одновалентными анионами фермента, обработанного оксалоацетатом, ингибирования не наблюдалось, тогда как такие эффекты обнаружены, например, для дикарбоновых кислот; поэтому неорганические анионы, видимо, не взаимодействуют с каталитическим центром. С другой стороны, наблюдается конкурентное ингибирование СДГ ионами NO_3^- , Br^- , Cl^- и ацетатом в порядке убывания [17].

В наших экспериментах при элюции СДГ с колонки с ДЭАЭ-фрактогелем происходило увеличение ее активности, что было показано на примере воздействия различных концентраций $NaCl$ от 60 мМ и 200 мМ и установлено максимальное значение каталитической активности 125 мМ (рис. 4).

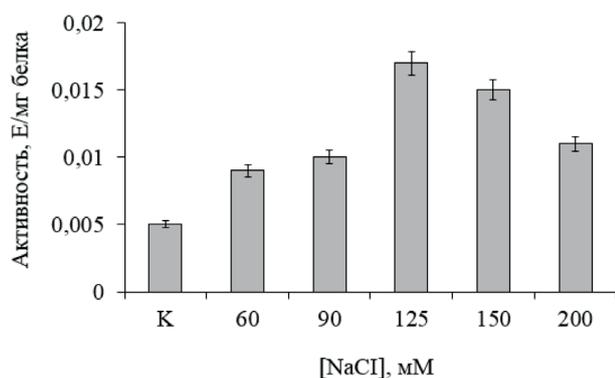


Рис. 4. Влияние различных концентраций $NaCl$ на активность гомогенного препарата сукцинатдегидрогеназы. К – активность гомогенного препарата сукцинатдегидрогеназы в отсутствие $NaCl$ в среде.

Сукцинатдегидрогеназа становится активированной при инкубации при слабокислом рН в степени, зависящей от рН, типа присутствующего аниона и концентрации аниона [18]. Эксперименты свидетельствуют о роли анионов в качестве эффекторов: у них есть параллельное влияние сукцината на стабилизацию активированной конформации, действуя на

деактивированный фермент, но ингибируя субстратное окисление активированным ферментом [19]. Тормозящее действие тесно взаимосвязано со взаимодействием фермента с метаболитами, такими как субстрат и, возможно, другими дикарбоновыми кислотами. Поскольку известно, что дышащие субмитохондриальные частицы накапливают одновалентные анионы, нельзя исключить, что изменение активности сукцинатдегидрогеназы в присутствии анионов хлора может иметь физиологическую роль. [20,21].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, показано, что засоление вызывает интенсификацию работы сукцинатдегидрогеназы, активность которой начинает постепенно увеличиваться по сравнению с контролем через 3 часа инкубации растений в растворе хлорида натрия и достигает максимума к концу экспозиции.

Интенсификация работы сукцинатдегидрогеназы у кукурузы под действием солевого стресса необходимо для реорганизации ЦТК. Это позволяет выстроить обходные пути, при угнетении чувствительных к соли энзимов [2]. При этом в цикл Кребса поступают дополнительные дыхательные субстраты и поддерживается высокий уровень энергетических эквивалентов, что поддерживает окислительно-восстановительный статус клетки при засолении. Такой адаптационный эффект достигается за счет ГАМК-шунта и ПЯКДГ. [22].

При изменении скорости функционирования ЦТК СДГ обеспечивает восстановление окисления сукцината, формируемого в ГАМК-шунте [23]. Показано активирующее действие ионов Na^+ и Cl^- на изучаемый фермент, что указывает на положительное влияние этих ионов на формирование фермент-субстратного комплекса за счет ионизации каталитического центра фермента. Активация сукцинатдегидрогеназы хлоридом, вероятно, обусловлена модификацией поверхностного заряда белка СДГ, что находит отражение в его функциональной активности. Изменение скорости работы фермента при засолении, представляет собой механизм контроля метаболических потоков при адаптации к стрессу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Idris Y. A. Response of maize (*Zea mays* L.) to sodium chloride concentrations at early growth stages / Y.A. Idris, A.M. Siddig // International Journal of agronomy and Agricultural Research. – 2015. – V. 6, № 4. – P. 68-74.
2. Hamilton E.W. Mitochondrial Adaptations to $NaCl$. Complex I Is Protected by Anti-Oxidants and

Small Heat Shock Proteins, Whereas Complex II Is Protected by Proline and Betaine / E.W. Hamilton, S.A. Heckathorn // *Plant Physiology*. – 2001. – V. 126. – P. 1266-1274.

3. Kholghi M., Toorchi M., Bandehagh A., Ostendorp A., Ostendorp S., Hanhart P., Kehr J. Comparative proteomic analysis of salt-responsive proteins in canola roots by 2-DE and MALDI-TOF MS // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Proteins and Proteomics*. – 2019. – V. 1867. – P. 227-236.

4. Eprintsev A.T. Features of the Functioning of Succinate Dehydrogenase and Malate Dehydrogenase in Leaves of Spinach (*Chenopodium foliosum* L.) and Amaranth (*Amaranthus caudatus* L.) under Salt Stress Conditions / A.T. Eprintsev, D.N. Fedorin, O.S. Fedorina // *Biology Bulletin*. – 2021. – V. 48, №. 1. – P. 57-64.

5. Jacoby R.P. Analysis of the sodium chloride-dependent respiratory kinetics of wheat mitochondria reveals differential effects on phosphorylating and non-phosphorylating electron transport pathways / R.P. Jacoby, M.H. Che-Othman, A.H. Millar // *Plant, Cell & Environment*. – 2016. – V. 39. – P. 823-833.

6. Chomczynski P. Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction / P. Chomczynski, N. Sacchi // *Anal. Biochem*. – 1987. – V. 162. – P. 156-159.

7. N. Nicot, Housekeeping gene selection for real-time RT-PCR normalization in potato during biotic and abiotic stress / Nicot N., J.F. Hausman, L. Hoffmann, D. Evers // *J. of Exp. Bot.* – 2005. – V. 56. – P. 2907-2914.

8. Livak K.J. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2- $\Delta\Delta C_t$ method / K.J. Livak, T.D. Schmittgen // *Methods*. – 2001. – V. 25. – P. 402-408.

9. Землянухин А.А. Большой практикум по физиологии растений / А.А. Землянухин, Л.А. Землянухин. / Учеб. пособие. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. – 1996 – 188с.

10. Федорин Д.Н., Епринцев А.Т. Выделение изоферментов сукцинатдегидрогеназы из листьев гороха методом ионообменной хроматографии // Сорбционные и хроматографические процессы – Воронеж. – 2018. – Т. 18, вып. 4. – С. 563-567.

11. Епринцев А.Т., Федорин Д.Н. Выделение в гомогенном состоянии конститутивных изоферментов сукцинатдегидрогеназы из щитков кукурузы и исследование их характеристик // Прикладная биохимия и микробиология. – 2020. – Т. 56 – С. 141-146.

12. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М. : Высшая школа. – 1990. – 352 с.

13. Thuy Nguyen, Jörg Leipner, Peter Stamp, Orlene Guerra-Peraza. Low temperature stress in maize (*Zea mays* L.) induces genes involved in photosynthesis and signal transduction as studied by suppression subtractive hybridization // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2009. – V. 47, Issue 2. – P. 116-122

14. Rao K.P., Lall A.M., Abraham G., Ram G., Ramteke P.W. Response of some mitochondrial enzymes to NaCl induced oxidative stress in strawberry cv. Chandler and wild type *Fragaria vesca* L. // *Int. J. Bioinform. Biol. Sci.* – 2013 – V. 1. – P. 293-302.

15. Eprintsev A.T. Ca²⁺ is involved in phytochrome A-dependent regulation of the succinate dehydrogenase gene *sdh1-2* in *Arabidopsis* / A.T. Eprintsev, D.N. Fedorin, A.U. Igamberdiev // *J Plant Physiol*. – 2013. – V. 170, N. 15. – P. 1349-1352.

16. Епринцев А.Т. Экспрессия и регуляция ферментов глиоксилатного цикла / А.Т. Епринцев, В.Н. Попов, М.Ю. Шевченко. - Воронеж.: Центр. Черн. Книжное изд-во. – 2005. – 224с.

17. Pas-Panja K. Activation of enzymatic catalysis / K. Pas-Panja, V.S. Jonnalagadda, S. Jonnalagadda // *Indian J. Biochem. and Biophys.* – 1998. – № 5. – P. 255-259.

18. Huang L.S., Shen J.T., Wang A.C., Berry E.A. Crystallographic studies of the binding of ligands to the dicarboxylate site of Complex II, and the identity of the ligand in the "oxaloacetate-inhibited" state // *Biochim Biophys Acta*. – 2006. – V. 1757. – P. 1073-1083.

19. Bonomi F., Pagani S., Cerletti P. Catalytic and Molecular Modifications of Succinate Dehydrogenase by Monovalent Inorganic Anions // *Eur. J. Biochem.* – 1981. – V. 119. – P. 307-310

20. Benit P. Succinate Dehydrogenase, Succinate, and Superoxides: A Genetic, Epigenetic, Metabolic, Environmental Explosive Crossroad / P. Benit, J. Goncalves, R. El Khoury // *Biomedicines*. – 2022. – V. 10(8). – P.1781-1788.

21. Millar A.H. Organization and Regulation of Mitochondrial Respiration in Plants / A.H. Millar // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2011. – V. 62, № 1. – P. 79-10426.

22. Jardim-Messeder D. Succinate dehydrogenase (mitochondrial complex II) is a source of reactive oxygen species in plants and regulates development and stress responses / D. Jardim-Messeder // *New Phytol.* – 2015. – V. 208, № 3. – P. 776-789.

23. Che-Cthman M.H. Wheat mitochondrial respiration shifts from the tricarboxylic acid cycle to the GABA shunt under salt stress / M.H. Che-Cthman // *New Phytologist*. – 2020. – V. 225. – P. 1166-1180.

Воронежский государственный университет
Федорина Ольга Сергеевна, ассистент кафе-
дры биохимии и физиологии клетки
E-mail: solka_81@mail.ru

Voronezh State University
Fedorina Olga S., assistant of department of
biochemistry and cell physiology
E-mail: solka_81@mail.ru

Федорин Дмитрий Николаевич, доцент кафе-
дры биохимии и физиологии клетки
E-mail: rybolov@mail.ru

Fedorin Dmitry N., assistant professor of
biochemistry and cell physiology
E-mail: rybolov@mail.ru

Епринцев Александр Трофимович, заведующий
кафедрой биохимии и физиологии клетки,
E-mail: bc366@bio.vsu.ru

Eprintsev Alexander T., head of the department of
biochemistry and cell physiology,
E-mail: bc366@bio.vsu.ru

MOLECULAR ASPECTS OF REGULATION OF SUCCINATE DEHYDROGENASE ACTIVITY IN CORN LEAVES DURING SALINITY

O.S. Fedorina, D.N. Fedorin, A.T. Eprintsev

Voronezh State University

Abstract. Soil salinity significantly affects the metabolism of plants growing on them. Excess salts cause osmotic and toxic stress in plant cells and lead to the formation of a specific adaptive response. It can be expressed in an increase in the content of succinate and other intermediate products of the TCA cycle, while mitochondrial respiration shifts from the conversion of 2-oxoglutarate in the TCA cycle to the shunting of γ -aminobutyric acid (GABA). The GABA shunt helps plant cells resist stress conditions, since it maintains the required level of metabolites. In mitochondria, succinate dehydrogenase (SDH) catalyzes the FAD-dependent oxidation of succinate to fumarate in the composition of metabolons, which organize metabolic flows of the mitochondrial matrix. The SDH complex consists of four main subunits (SDH1–SDH4) and multiple cofactors that are necessary for assembly (SDHAF2 and SDHAF4) and stabilization (FAC-SDH1 and SDH2), thereby providing its complex spatial organization and integration into the inner mitochondrial membrane. The conducted studies on the formation of salt stress in maize seedlings incubated in 150 mM sodium chloride showed that the leaves exhibit an increase in the content of transcripts of the NaCl-inducible protein gene, which is a marker of salt stress. The dynamics of succinate dehydrogenase activity in maize leaves under salt stress indicates the activation of this enzyme system under modified conditions. An increase in the catalytic activity of SDH under salinity is necessary to maintain the rate of functioning of the tricarboxylic acid cycle and the utilization of succinate formed during the operation of the GABA shunt. When studying various salts on the activity of SDH, the activating effect of Na⁺ and Cl⁻ ions was established, which indicates their positive effect on the formation of the enzyme-substrate complex due to the ionization of the catalytic center of the enzyme. Activation of succinate dehydrogenase by chloride is probably due to the modification of the surface charge of the SDH protein, which is reflected in its catalytic activity. Changes in the rate of succinate dehydrogenase functioning under salt stress are a mechanism for controlling metabolic flows during adaptation to stress. In this case, the effect of salinity is manifested at the level of direct interaction with the enzyme molecule by cell intermediates, in particular anions.

Keywords: succinate dehydrogenase, corn, salt stress, enzyme activity.

REFERENCES

1. Idris Y. A. Response of maize (*Zea mays* L.) to sodium chloride concentrations at early growth stages / Y.A. Idris, A.M. Siddig // International Journal of agronomy and Agricultural Research. – 2015. – V. 6, № 4. – P. 68-74.
2. Hamilton E.W. Mitochondrial Adaptations to NaCl. Complex I Is Protected by Anti-Oxidants and Small Heat Shock Proteins, Whereas Complex II Is Protected by Proline and Betaine / E.W. Hamilton, S.A. Heckathorn // Plant Physiology. – 2001. – V. 126. – P. 1266-74.

3. Kholghi M., Toorchi M., Bandehagh A., Ostendorp A., Ostendorp S., Hanhart P., Kehr J. Comparative proteomic analysis of salt-responsive proteins in canola roots by 2-DE and MALDI-TOF MS // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Proteins and Proteomics*. – 2019. – V. 1867. – P. 227-236.
4. Eprintsev A.T. Features of the Functioning of Succinate Dehydrogenase and Malate Dehydrogenase in Leaves of Spinach (*Chenopodium foliosum* L.) and Amaranth (*Amaranthus caudatus* L.) under Salt Stress Conditions / A.T. Eprintsev, D.N. Fedorin, O.S. Fedorina // *Biology Bulletin*. – 2021. – V. 48, № 1. – P. 57-64.
5. Jacoby R.P. Analysis of the sodium chloride-dependent respiratory kinetics of wheat mitochondria reveals differential effects on phosphorylating and non-phosphorylating electron transport pathways / R.P. Jacoby, M.H. Che-Othman, A.H. Millar // *Plant, Cell & Environment*. – 2016. – V. 39. – P. 823-833.
6. Chomczynski P. Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction / P. Chomczynski, N. Sacchi // *Anal. Biochem.* – 1987. – V. 162. – P. 156-159.
7. N. Nicot, Housekeeping gene selection for real-time RT-PCR normalization in potato during biotic and abiotic stress / Nicot N., J.F. Hausman, L. Hoffmann, D. Evers // *J. of Exp. Bot.* – 2005. – V. 56. – P. 2907-2914.
8. Livak K.J. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2- $\Delta\Delta C_t$ method / K.J. Livak, T.D. Schmittgen // *Methods*. – 2001. – V. 25. – P. 402-408.
9. Zemljanuhin A.A. Bol'shoj praktikum po fiziologii rastenij / A.A. Zemljanuhin, L.A. Zemljanuhin. / Ucheb. posobie. Voronezh: Izd-vo Voronezh. un-ta. – 1996. – 188с.
10. Fedorin D.N., Eprincev A.T. Vydelenie izofermentov sukcinatdegidrogenazy iz list'ev goroha metodom ionoobmennoj hromatografii // *Sorbcionnye i hromatograficheskie processy* — Voronezh. – 2018. – T. 18, vyp. 4. – S. 563-567.
11. Eprincev A.T., Fedorin D.N. Vydelenie v gomogenom sostojanii konstitutivnyh izofermentov sukcinatdegidrogenazy iz shhitkov kukuruzy i issledovanie ih harakteristik // *Prikladnaja biohimija i mikrobiologija*. – 2020. – T. 56 – S. 141-146.
12. Lakin G.F. *Biometrija* / G.F. Lakin. – M.: Vysshaja shkola. – 1990. – 352 s.
13. Thuy Nguyen, Jörg Leipner, Peter Stamp, Orlene Guerra-Peraza. Low temperature stress in maize (*Zea mays* L.) induces genes involved in photosynthesis and signal transduction as studied by suppression subtractive hybridization // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2009. – V. 47, Issue 2. – P. 116-122
14. Rao K.P., Lall A.M., Abraham G., Ram G., Ramteke P.W. Response of some mitochondrial enzymes to NaCl induced oxidative stress in strawberry cv. Chandler and wild type *Fragaria vesca* L. // *Int. J. Bioinform. Biol. Sci.* – 2013 – V. 1. – P. 293-302.
15. Eprintsev A.T. Ca²⁺ is involved in phytochrome A-dependent regulation of the succinate dehydrogenase gene *sdh1-2* in *Arabidopsis* / A.T. Eprintsev, D.N. Fedorin, A.U. Igamberdiev // *J Plant Physiol.* – 2013. – V. 170, N. 15. – P. 1349-1352.
16. Eprincev A.T. Jekspressija i regulacija fermentov glioksilatnogo cikla / A.T. Eprincev, V.N. Popov, M.Ju. Shevchenko. - Voronezh. : Centr. Chern. Knizhnoe izd-vo. – 2005. – 224s.
17. Pas-Panja K. Activation of enzymatic catalysis / K. Pas-Panja, V.S. Jonnalagadda, S. Jonnalagadda // *Indian J. Biochem. and Biophys.* – 1998. – № 5. – P. 255-259.
18. Huang L.S., Shen J.T., Wang A.C., Berry E.A. Crystallographic studies of the binding of ligands to the dicarboxylate site of Complex II, and the identity of the ligand in the "oxaloacetate-inhibited" state // *Biochim Biophys Acta*. – 2006. – V. 1757. – P. 1073-1083.
19. Bonomi F., Pagani S., Cerletti P. Catalytic and Molecular Modifications of Succinate Dehydrogenase by Monovalent Inorganic Anions // *Eur. J. Biochem.* – 1981. – V. 119. – P. 307-310
20. Benit P. Succinate Dehydrogenase, Succinate, and Superoxides: A Genetic, Epigenetic, Metabolic, Environmental Explosive Crossroad / P. Benit, J. Goncalves, R. El Khoury // *Biomedicines*. – 2022. – V. 10(8). – P.1781-1788.
21. Millar A.H. Organization and Regulation of Mitochondrial Respiration in Plants / A.H. Millar // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2011. – V. 62, № 1. – P. 79-10426.
22. Jardim-Messeder D. Succinate dehydrogenase (mitochondrial complex II) is a source of reactive oxygen species in plants and regulates development and stress responses / D. Jardim-Messeder // *New Phytol.* – 2015. – V. 208, № 3. – P. 776-789.
23. Che-Cthman M.H. Wheat mitochondrial respiration shifts from the tricarboxylic acid cycle to the GABA shunt under salt stress / M.H. Che-Cthman // *New Phytologist*. – 2020. – V. 225. – P. 1166-1180.