ЭКОБИОТЕХ
ISSN 2618-964X http://ecobiotech-journal.ru

УДК 581.162.31 UDC 581.162.31

AC-DEVD-CHO (ИНГИБИТОР КАСПАЗЫ-3/DEVDАЗЫ) ПОДАВЛЯЕТ ЗАПРОГРАММИРОВАННУЮ ГИБЕЛЬ КЛЕТОК, ВЫЗВАННУЮ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬЮ, В ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБКАХ *SOLANUM PENNELLII* CORRELL

Молчанова Т.П., Голиванов Я.Ю., Захарова Е.В.

Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия
E-mail: zakharova_ekater@mail.ru

Процессы роста и развития растительного организма происходят с участием программируемой клеточной смерти (ПКС). Для представителей семейства Solanaceae, таких как *Petunia hybrida* E. Vilm и *Solanum pennellii* Correll характерно наличие явления самонесовместимости (СН) S-РНКазного типа, которое позволяет поддерживать гетерозиготность популяции и предотвращает инбридинг. Но в селекции СН часто является скорее помехой, чем преимуществом. Доказано, что ПКС ключевой фактор гаметофитной СН у *S. pennellii*. В настоящем исследовании с помощью обработки рылец томата Acetyl-Asp-Glu-Val-Asp-aldehyde (Ac-DEVD-CHO) (ингибитором каспазы-3/DEVDазы) в концентрации 0.0625 мМ за два часа до самонесовместимого опыления удалось снять СН. При этом пыльцевые трубки дорастали до завязи, происходило оплодотворение и формирование семян.

Ключевые слова: программируемая клеточная смерть ◆ каспазо-3-подобная протеаза/DEVDаза ◆ ингибитор каспазы-3 Ac-DEVD-CHO ◆ рост пыльцевой трубки ◆ *Solanum pennellii* Correll

AC-DEVD-CHO (CASPASE-3/DEVDASE INHIBITOR) SUPPRESSES PROGRAMMED CELL DEATH INDUCED BY SELF-INCOMPATIBILITY IN POLLEN TUBES OF *SOLANUM PENNELLII* CORRELL

Molchanova T.P., Golivanov Ya.Yu., Zakharova E.V.

All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia
E-mail: zakharova_ekater@mail.ru

The processes of growth and development in plants involve programmed cell death (PCD). For members of the Solanaceae family, such as *Petunia hybrid* E. Vilm and *Solanum pennellii* Correll, the phenomenon of S-RNase-based self-incompatibility (SI) is characteristic. This mechanism helps maintain population heterozygosity and prevents inbreeding. However, in breeding, SI is often more of a hindrance than an advantage. It has been proven that PCD is a key factor in gametophytic SI in *S. pennellii*. In the present study, by treating tomato stigmas with Acetyl-Asp-Glu-Val-Asp-aldehyde (Ac DEVD-CHO) (a caspase-3/DEVDase inhibitor) at a concentration of 0.0625 mM two hours before self-incompatible pollination, it was possible to overcome SI. As a result, pollen tubes grew to the ovary, fertilization occurred, and fully developed seeds were formed.

Keywords: programmed cell death ◆ caspase-3-like protease/DEVDase ◆ caspase-3 inhibitor Ac-DEVD-CHO ◆ pollen tube growth ◆ *Solanum pennellii* Correll

Поступила в редакцию: 17.02.2025 *Принято в печать: 06.03.2025*

Цитировать | Cite as

DOI: 10.31163/2618-964X/2025-4 EDN: NGUDRQ

ВВЕДЕНИЕ

Система самонесовместимости (СН) Solanaceae типа возникла примерно 90 млн лет назад [Igic et al., 2008]. Впервые она была обнаружена у растений семейства Solanaceae, поэтому так и называется [Ahmad et al., 2022]. Позже ее обнаружили у Scrophulariaceae и Rosaceae [Kao and Tsukamoto, 2004]. Кроме того, недавно показали, что она характерна для представителей семейства Rutaceae (pummelo) [Liang et al., 2020]. Женской детерминантой являются S-РНКазы, которые представляют собой внеклеточные белки, накапливающиеся в проводниковом тракте столбика, преимущественно в верхнем отделе, где и происходит остановка роста самонесовместимых пыльцевых трубок (ПТ) [McClure,

2009]. В зависимости от семейства мужской компонент F-box протеин называется S-locus F-box protein SLF или SFB. Их гены экспрессируются в пыльце. Впервые он был обнаружен у Antirrhinum [Lai et al., 2002], потом у Prunus [Ushijima et al., 2003], Petunia [Sijacic et al., 2004] и Citrus [Liang et al., 2020]. Таким образом, механизм СН Solanaceae типа использует опосредованную S-РНКазой деградацию РНК самонесовместимой ПТ, при этом S-РНКаза служит женской детерминантой, а SLF (или SFB) мужской. Однако, множество других внешних и внутренних факторов, по-видимому, влияют на процесс отторжения/принятия пыльцы.

В наших исследованиях было показано, что в процессе функционирования механизма гаметофитной СН у *Petunia hybrida* E. Vilm. ПТ гибнут в тканях пестика посредством программируемой клеточной смерти (ПКС) [Kovaleva et al., 2020]. Используя различные методы, включая анализ TUNEL, нами было обнаружено наличие маркеров ПКС, таких как фрагментация ДНК в самонесовместимых ПТ петунии, растущих *in vivo*, активность каспазо-подобных протеаз (КПП) в инициируемой самонесовместимостью ПКС. СН можно рассматривать как триггер сигнального каскада, который приводит клетки самонесовместимой ПТ к ПКС [Thomas et al., 2006].

Остановка роста самонесовместимых ПТ петунии и томатов происходит при повышении уровня активности КПП в первые часы после опыления [Zakharova et al., 2021; 2023]. Методом прижизненной визуализации каспазо-3,7-подобных протеаз мы показали, что активация КПП происходит непосредственно в самонесовместимых ПТ, а не в окружающих тканях пестика [Zakharova et al., 2021; 2023, 2024]. Этот факт был зафиксирован также на двух объектах сем. Solanaceae – петунии и томатах. Повышение активности КПП у петунии происходит в первые 2-4 ч после самонесовместимого опыления, а затем их активность падает и через 8 ч после опыления, к моменту остановки роста ПТ наблюдаются все признаки ПКС [Kovaleva et al., 2020]. В последнем нашем исследовании нам удалось снять самонесовместимость, путем обработки рылец петунии ингибитором Ac-DEVD-CHO за 2 ч до опыления в концентрации 0.25 мМ [Zakharova et al., 2024].

Основной целью настоящей работы было проверить этот эффект ингибитора каспазы-3 на другом объекте, обладающем самонесовместимостью S-РНКазного типа. Таким объектом был выбран дикий вид томата *S. pennellii* Correll и нам удалось снять самонесовместимость у этого томата, заингибировав ПКС в самонесовместимых ПТ через воздействие на каспазо-3-подобную протеазу/DEVDазу ее ингибитором Ac-DEVD-CHO. При этом ПТ достигали завязи, происходило оплодотворение и формирование плодов и семян.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Схема эксперимента

Растительный материал

Растения томатов выращивались из семян в почве в теплице с естественным освещением. Семена диких самонесовместимых томатов были получены из Центра генетики томатов им. Ч. М. Рика, Калифорнийского университета, Дэвис, США (C.M. Rick Tomato Genetics Center, University of California, Davis, United States). В качестве самосовместимого образца использовался культивируемый томат *S. lycopersicum* L. сорта Блаш (Partner

Company, Moscow, Russia); этот сорт имеет длительный период цветения и высокую урожайность.

Накануне эксперимента проводили кастрацию бутонов томатов, с распустившихся цветков собирали пыльцу и хранили в эксикаторе. После кастрации на цветок помещали изолятор. В день эксперимента проводили обработку ингибитором каспазы-3 Ac-DEVD-CHO за 2 ч до самонесовместимого опыления томата *S. pennellii*.

Обработка ингибитором каспазы-3 Ac-DEVD-CHO

На рыльце пестика наносили 2 мкл раствора Ac-DEVD-CHO (EMD Biosciences and BIOMOL, USA) в концентрациях 0.0625, 0.125, 0.25, 0.5 или 1 мМ за 2 часа до опыления. Время обработки и концентрации были подобраны с учетом времени и рабочей концентрации ингибитора в предыдущих экспериментах на *P. hybrida* [Zakharova et al., 2024]. Контролем в данном опыте служили неопыленные цветки, на рыльца пестиков которых наносили 2 мкл дистиллированной воды (Рис. 2 Г, Д).

Сбор и фиксацию материала (опыленных пестиков) производили через 2, 4, 6 и 24 ч после опыления. Для флуоресцентной микроскопии пестики фиксировали в уксусном алкоголе (90% раствор этанола и уксусной кислоты в соотношении 3:1). Часть опыленных цветков оставляли в качестве контроля для установления наличия завязываемости семян.

Визуализация пыльцевых трубок, растущих *in vivo* в тканях пестика

Для визуализации ПТ в тканях пестика использовали окрашивание анилиновым голубым. Этот флуоресцентный краситель связывается с каллозой пыльцевого зерна и ПТ. Опыленные пестики томатов фиксировали в уксусном алкоголе, далее проводили мацерацию в 20%-ном спиртовом растворе КОН в течение 20 мин, затем дважды промывали пестики дистиллированной водой и окрашивали 0.01%-ным раствором анилинового голубого в течение 30 мин. Готовили давленные препараты окрашенных пестиков в капле глицерина, смешанного с водой (1:1). Исследование проводили под флуоресцентным микроскопом «БиОптик» CI (ООО «БиОптик», Россия) с 365 нм (excitation filter) и 420 нм (emission filter). В каждом из вариантов эксперимента исследовали не менее 200 ПТ.

Статистическая обработка данных

Эксперименты проводились в трех биологических повторностях. Значимость различий оценивалась с помощью дисперсионного анализа. Данные показаны в виде средних значений и их стандартных ошибок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние Ac-DEVD-CHO на рост ПТ *in vivo*

В процессе самонесовместимого опыления *S. pennellii* и самосовместимого опыления *S. lycopersicum* сорта Блаш мы наблюдали существенные различия в росте ПТ. Практически все пыльцевые зерна в обоих случаях опылений прорастали на рыльце пестика, и ПТ росли в тканях рыльца и верхнего отдела столбика (Рис. 1). При совместимом опылении *S. lycopersicum* сорта Блаш длина ПТ после 24 ч равнялась 7000±266 мкм и составляла 81% от длины пестика (ПТ дорастали до завязи). При самонесовместимом опылении *S. pennellii* ПТ останавливали свой рост через 4-6 ч после опыления на расстоянии 200-300 мкм от поверхности рыльца и оставались на этом уровне и после 24 ч опыления (Табл. 1).

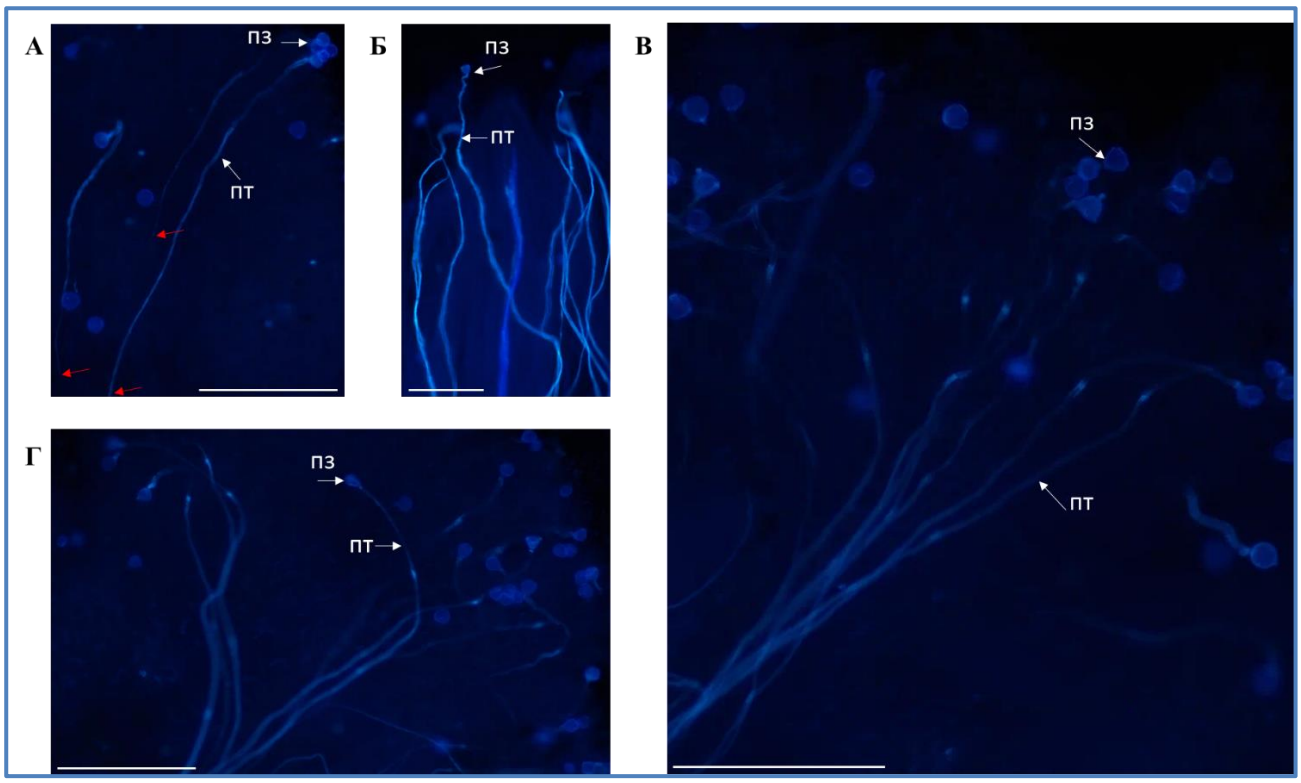

Рисунок 1. Рост пыльцевых трубок *in vivo* в тканях пестика томатов; окрашивание анилиновым голубым (365/420 нм); пз, пыльцевое зерно; пт, пыльцевая трубка. (А) Контроль через 24 ч после самонесовместимого опыления *S. pennellii*, пыльцевые трубки останавливаются на расстоянии примерно 300 мкм от поверхности рыльца. Красные стрелки указывают на место остановки роста пыльцевых трубок. (Б) Контроль через 24 ч после самосовместимого опыления *S. lycopersicum* сорта Блаш, пыльцевые трубки растут по проводниковым тканям пестика и достигают завязи. (В, Г) Предварительная обработка Ac-DEVD-CHO рылец *S. pennellii* за 2 ч до опыления в концентрации 0.0625 мМ, пыльцевые трубки растут по проводниковым тканям пестика и достигают завязи. Размер линейки 100 мкм.

Таблица 1. Рост ПТ после самоопыления томатов *S. pennellii* и *S. lycopersicum* сорта Блаш в контрольных вариантах и после обработки Ac-DEVD-CHO рылец *S. pennellii* за 2 ч до опыления в концентрации 0.0625 мМ

Время после опыления, ч	Варианты опылений		
	Контроль самосовместимое опыление *S. lycopersicum* сорта Блаш. Длина ПТ в мкм	Контроль самонесовместимое опыление *S. pennellii* Длина ПТ в мкм	Обработка рылец Ac-DEVD-CHO самонесовместимое опыление *S. pennellii* Длина ПТ в мкм
2	1345±68	45±3	80
4	2840±105	200±16	350±21
6	5488±324	225±25	616±165
24	7000±266 (доросли до завязи)	301±28	7265±417 (доросли до завязи)

Длина ПТ в контрольном варианте через 24 ч после самонесовместимого опыления *S. pennellii* равнялась 301±28 мкм и составила 4.28% от длины пестика (Табл. 1).

В своем исследовании мы применяли 5 концентраций Ac-DEVD-CHO для обработки рылец томатов.

(1) При обработке ингибитором каспазы-3 Ac-DEVD-CHO в концентрации 1 и 0.5 мМ пестики томатов темнели и их рыльца отмирали.

(2) Концентрация 0.25 мМ сильно ингибировала рост самонесовместимых ПТ, их длина не превышала 10% от длины пестика к 24 ч после опыления.

(3) Обработка ингибитором каспазы-3 в концентрации 0.125 мМ за 2 ч до самонесовместимого опыления *S. pennellii* ингибировала рост ПТ до 80±1.3 мкм.

(4) Наиболее интересные и значимые результаты были получены при обработке ингибитором каспазы-3/Ac-DEVD-CHO в концентрации 0.0625 мМ. Рост самонесовместимых ПТ увеличивался практически до уровня совместимых ПТ (7265±417 мкм) (Табл. 1, Рис. 1), они достигали завязи.

Во всех вариантах были оставлены опыленные пестики для установления завязываемости семян. В случае самосовместимого опыления *S. lycopersicum* сорта Блаш в 99% происходило нормальное завязывание плодов и образование семян (Рис. 2А). В случае самонесовместимого опыления *S. pennellii* образование плодов и завязывания семян не происходило (Рис. 2Б). В варианте обработки ингибитором каспазы-3 Ac-DEVD-CHO в концентрации 0.0625 мМ за 2 ч до опыления в 52% случаев происходило образование плодов и завязывание семян при самонесовместимом опылении (Рис. 2В, Е).

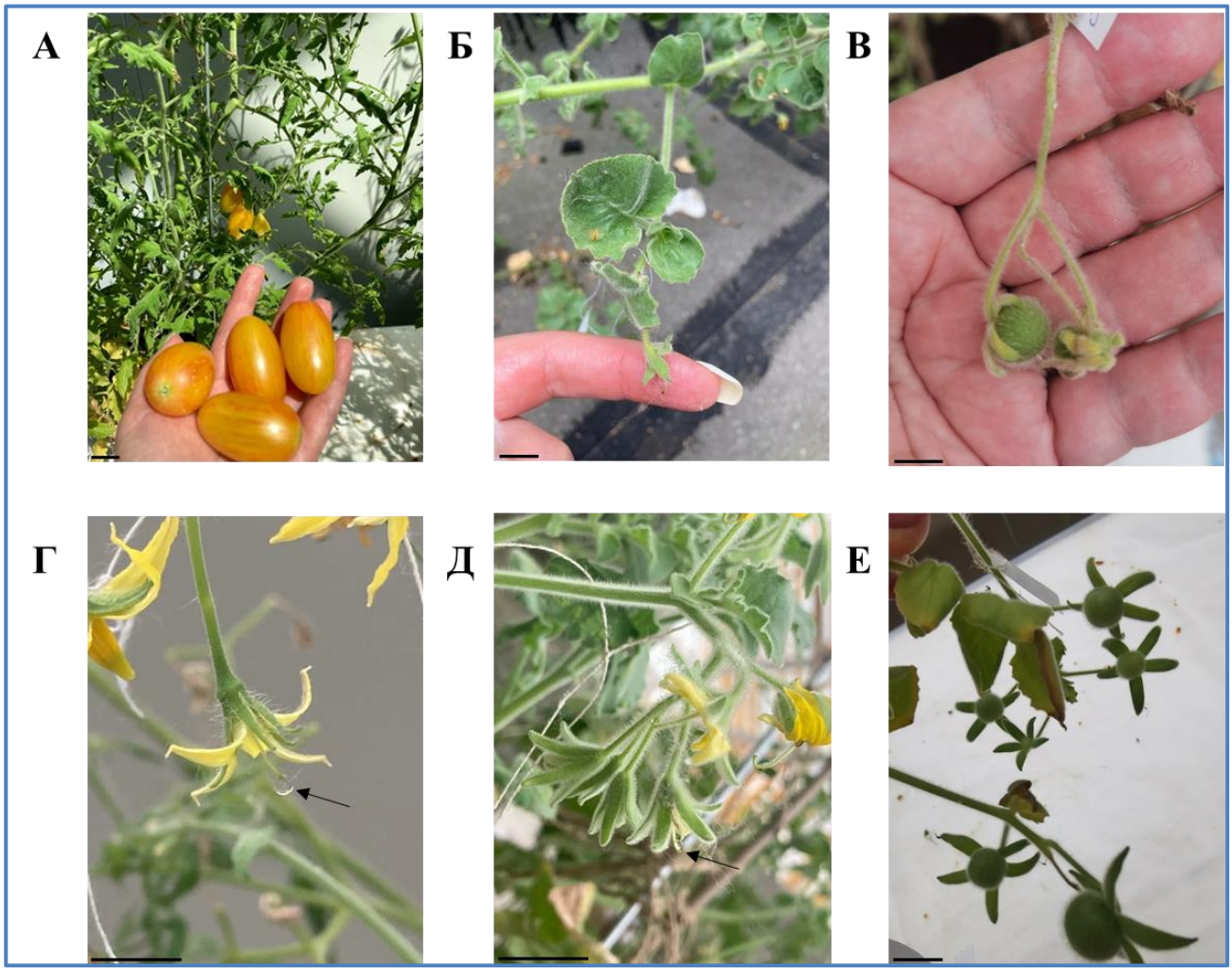

Рисунок 2. Самоопыления томатов *S. pennellii* и *S. lycopersicum* сорта Блаш в контрольных вариантах и после обработки Ac-DEVD-CHO рылец *S. pennellii* за 2 ч до опыления в концентрации 0.0625 мМ. (А) Томат *S. lycopersicum* сорта Блаш (контроль), его плоды после самоопыления. (Б) *S. pennellii* после самонесовместимого опыления (контроль), не происходит образование плодов и завязывания семян. (Г) Контроль, обработка рыльца пестика *S. lycopersicum* сорта Блаш водой (капля воды показана стрелкой). (Д) Обработка рыльца *S. pennellii* ингибитором каспазы-3 Ac-DEVD-CHO в концентрации 0.0625 мМ за 2 ч до опыления (капля раствора ингибитора показана стрелкой). (В, Е) Плоды томата *S. pennellii*, завязавшиеся после самонесовместимого опыления при обработке ингибитором каспазы-3 Ac-DEVD-CHO в концентрации 0.0625 мМ за 2 ч до опыления. Размер линейки = 1 см.

Полученные данные показывают, что обработка ингибитором каспазы-3 в концентрации 0.0625 мМ за 2 ч до самонесовместимого опыления снимает гаметофитную СН у *S. pennellii*, увеличивает рост самонесовместимых ПТ до уровня совместимых, что приводит к формированию плодов и семян.

ОБСУЖДЕНИЕ

ПКС используется растениями во многих аспектах жизнедеятельности как в нормальных условиях, так и в условиях стресса [Xie et al., 2022; Nabipour Sanjbod et al., 2023]. Растительная ПКС имеет спектр цитологических, физиологических, биохимических особенностей отличных от животной ПКС. Несмотря на отсутствие в растительном геноме ортологов многих ключевых генов апоптоза животных, включая гены каспаз, было показано, что для растительной ПКС необходимы протеазы с каспазо-подобной ферментативной активностью [в обзорах Rotari et al., 2005; Wleklik and Borek, 2023]. Особенно активно была изучена роль каспазо-3-подобной протеазы/DEVDазы и теперь ее определение используется систематически как маркер ПКС [Bonneau et al., 2008].

За последние годы накопились экспериментальные данные, указывающие на то, что ингибиторы каспаз могут подавлять гибель клеток в растениях [Bonneau et al., 2008; Ge et al., 2016]. В частности, есть доказательства того, что ингибитор каспазы-3 Acetyl-Asp-Glu-Val-Asp-aldehyde (Ac-DEVD-CHO) блокирует ПКС у растений [Belenghi et al., 2004; Bosch and Franklin-Tong, 2007]. Установлен факт, что СН запускает каскад реакций, приводящих к ПКС у несовместимой пыльцы *Papaver rhoes* L., которая включает активирование каспазо-3-подобной протеазы [Thomas and Franklin-Tong, 2004]. Bosch and Franklin-Tong [2007] показали временную и пространственную активацию КПП, индуцированную СН в пыльце мака. Авторы доказали, что СН активирует DEVDазу и LEVDазу, и что VEIDase также играет роль в ПКС в самонесовместимых ПТ. DEVDаза и VEIDаза активируются довольно быстро: обнаруживаются в течение 1-2 ч после индукции СН; активность LEVDазы достигает своего максимума позже. DEVDаза, активируемая СН, имеет цитозольную и ядерную локализацию. Позже Lord с соавторами [2013] показали, что ингибирование активности YVADазы *in vivo* предотвращало ПКС и реорганизацию актина у *Aponogeton madagascariensis* (Mirb.) H. Bruggen.

На данный момент нет сомнений в том, что каспазы являются идеальными эффекторами для обеспечения процессов ПКС [Bhat et al., 2023]. Во-первых, каспазы конститутивно экспрессируются в виде неактивного зимогена. Таким образом, некоторое их количество постоянно присутствует в клетке и после активации может выполнить свою функцию в достаточно сжатые сроки [Chichkova et al., 2004]. Во-вторых, реакции протеолитического расщепления, катализируемые каспазами, являются необратимыми [Xie et al., 2023]. В-третьих, существенным преимуществом является определенная полиспецифичность каспаз, что обусловливает расщепление, с одной стороны, многих субстратов, а с другой – нерасщепление абсолютно всех белков [Liang et al., 2023].

Многие исследователи отмечают, что КПП активность выше до видимого начала ПКС. Так ранняя КПП-активность была отмечена во время аутофагии клеток ели обыкновенной, ПКС в клетках эмбриональной трубки, где исследования *in vivo* выявили активность DEVDазы в начале выполнения фазы гибели клеток [Bozhkov et al., 2004]. Bosch с соавторами [2008] обнаружили активность КПП в самонесовместимых трубках

P. rhoeas в процессе функционирования ПКС [Bosch et al., 2008]. В наших исследованиях мы тоже наблюдали всплеск активности КПП в первые 2-4 ч после самонесовместимого опыления у петунии, тогда как гибель самонесовместимой ПТ (деградация/фрагментация ДНК) происходит к 8ми часам после опыления [Kovaleva et al., 2020; Zakharova et al., 2024]. Также к 4м часам опыления еще не наблюдается видимых изменений в строении клетки ПТ. За исключением того, что выявляются рициносомо-подобные структуры. При этом, пыльцевые трубки растут, то есть в них еще происходят все процессы, необходимые для жизнедеятельности клетки и ее роста. В своих предыдущих работах, с использованием метода прижизненной визуализации каспазо-3,7-подобых протеаз, мы показали, что их активность определяется непосредственно в самонесовместимых ПТ, а не в окружающих проводниковых тканях пестика [Zakharova et al., 2021; 2023]. Эти данные были показаны как на самонесовместимых ПТ петунии [Kovaleva et al., 2020], так и на самонесовместимых ПТ томатов *S. chilense* (Nees) G.L.Nesom, *S. pennellii,* и *S. habrochaites* S.Knapp & D.M.Spooner [Zakharova et al., 2023].

Специфические ингибиторы каспаз животных влияют на развитие ПКС у растений [Kabbage et al., 2017]. Так ингибиторы каспазы-1 и каспазы-3 животных (YVAD-cmk и Ac-DEVD-CHO) ослабляли гиперчувствительную реакцию (hypersensitive response (HR)), индуцированную бактериями и вирусом табачной мозаики в листьях табака [del Pozo and Lam, 1998]. Одинаковый набор ингибиторов каспаз уменьшал гибель клеток табака, индуцированную изопентиладенозином [Mlejnek and Prochazka, 2002] и был эффективен в клетках во время индукции апоптоза менадионом в протопластах табака [Sun et al., 1999]. В суспензионной культуре арабидопсиса ПКС, индуцированная оксидом азота и H_2O_2, была супрессирована ингибитором каспазы-1 [Clarke et al., 2000]. Добавление ингибитора каспазы-3 (Ac-DEVD-CHO), либо ингибитора каспазы-1 (Ac-YVAD-CMK) подавляло HR клеток под влиянием авирулентных бактерий или вызванного микотоксинами ПКС (Woltering и др., 2002). В нашем предыдущем исследование мы сняли СН у петунии, заингибировав ПКС путем обработки ингибитором каспазы-3 (Ac-DEVD-CHO) рылец за 2 ч до опыления в концентрации 0.25 мМ [Zakharova et al., 2024].

В данной работе нам удалось снять СН у томата *S. pennellii*, посредством обработки ингибитором каспазы-3 (Ac-DEVD-CHO), что подтверждается дорастанием до завязи ПТ после самонесовместимого опыления и формированием плодов и семян.

ВЫВОДЫ

В настоящем исследовании, было показано, что обработка рылец томатов *S. pennellii* ингибитором каспазы-3 (Ac-DEVD-CHO) снимает барьер СН и ПТ дорастают до завязи, формируются плоды и семена. Поскольку этот эффект уже показан нами на двух объектах сем. Solanacae можно утверждать, что КПП играют определяющую роль в процессе ПКС в самонесовместимых ПТ, вызванной СН Solanaceae типа. Это в дальнейшем может послужить новым методом преодоления СН для повышения эффективности размножения инбредных линий в сельскохозяйственной практике.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Исследование выполнено при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание № FGUM-2025-0003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ahmad, M. H. et al. Systems and breakdown of self-incompatibility // Critical Reviews in Plant Sciences. 2022. V. 41. P. 209–239. DOI: 10.1080/07352689.2022.2093085
2. Bhat, A. A. et al. The pyroptotic role of Caspase-3/GSDME signalling pathway among various cancer: A Review // International Journal of Biological Macromolecules. 2023. V. 242. P. 124832. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2023.124832
3. Bonneau, L., Ge, Y., Drury, G. E. & Gallois, P. What happened to plant caspases? // Journal of Experimental Botany. 2008. V. 59. P. 491–499. DOI: 10.1093/jxb/erm352
4. Bosch, M. & Franklin-Tong, V. E. Temporal and spatial activation of caspase-like enzymes induced by self-incompatibility in Papaver pollen // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2007. V. 104. P. 18327–18332. DOI: 10.1073/pnas.0705826104
5. Bosch, M., Poulter, N. S., Vatovec, S. & Franklin-Tong, V. E. Initiation of Programmed Cell Death in Self-Incompatibility: Role for Cytoskeleton Modifications and Several Caspase-Like Activities // Molecular Plant. 2008. V. 1. P. 879–887. DOI: 10.1093/mp/ssn053
6. Bozhkov, P. V. et al. VEIDase is a principal caspase-like activity involved in plant programmed cell death and essential for embryonic pattern formation // Cell Death Differ. 2004. V. 11. P. 175–182. DOI: 10.1038/sj.cdd.4401330
7. Chichkova, N. V. et al. A plant caspase-like protease activated during the hypersensitive response // The Plant Cell. 2004. V. 16. P. 157–171. DOI: 10.1105/tpc.017889
8. Clarke, A., Desikan, R., Hurst, R. D., Hancock, J. T. & Neill, S. J. NO way back: nitric oxide and programmed cell death in Arabidopsis thaliana suspension cultures // Plant J. 2000. V. 24. P. 667–677. DOI: 10.1046/j.1365-313x.2000.00911.x
9. Ge, Y. et al. Inhibition of cathepsin B by caspase-3 inhibitors blocks programmed cell death in Arabidopsis // Cell Death Differ. 2016. V. 23. P. 1493–1501. DOI: 10.1038/cdd.2016.34
10. Igic, B., Lande, R. & Kohn, J. R. Loss of Self-Incompatibility and Its Evolutionary Consequences // International Journal of Plant Sciences. 2008. V. 169. P. 93–104. DOI: 10.1086/523362
11. Kabbage, M., Kessens, R., Bartholomay, L. C. & Williams, B. The life and death of a plant cell // Annual Review of Plant Biology. 2017. V. 68. P. 375–404. DOI: 10.1146/annurev-arplant-043015-111655
12. Kao, T. & Tsukamoto, T. The molecular and genetic bases of S-RNase-based self-incompatibility // Plant Cell. 2004. V. 16 Suppl. P. S72-83. DOI: 10.1105/tpc.016154
13. Kovaleva, L. V. et al. Aminooxyacetic acid (AOA), inhibitor of 1-aminocyclopropane-1-carboxilic acid (ACC) synthesis, suppresses self-incompatibility-induced programmed cell death in self-incompatible Petunia hybrida L. pollen tubes // Protoplasma. 2020. V. 257. P. 213–227. DOI: 10.1007/s00709-019-01430-x
14. Lai, Z. et al. An F-box gene linked to the self-incompatibility (S) locus of Antirrhinum is expressed specifically in pollen and tapetum // Plant Mol Biol. 2002. V. 50. P. 29–41. DOI: 10.1023/A:1016050018779
15. Liang, M. et al. Evolution of self-compatibility by a mutant Sm-RNase in citrus // Nat. Plants. 2020. V. 6. P. 131–142. DOI: 10.1038/s41477-020-0597-3

16. Liang, X. et al. Lipid peroxide-derived short-chain aldehydes promote programmed cell death in wheat roots under aluminum stress // Journal of Hazardous Materials. 2023. V. 443. P. 130142. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2022.130142
17. Lord, C. E. N. Developmentally Regulated and Environmentally Induced Programmed Cell Death (PCD) in the Lace Plant (*Aponogeton madagascariensis*) // 2013.
18. McClure, B. Darwin's foundation for investigating self-incompatibility and the progress toward a physiological model for S-RNase-based SI // Journal of Experimental Botany. 2009. V. 60. P. 1069–1081. DOI: 10.1093/jxb/erp024
19. Mlejnek, P. & Procházka, S. Activation of caspase-like proteases and induction of apoptosis by isopentenyladenosine in tobacco BY-2 cells // Planta. 2002. V. 215. P. 158–166. DOI: 10.1007/s00425-002-0733-5
20. Nabipour Sanjbod, R., Chamani, E., Pourbeyrami Hir, Y. & Estaji, A. Investigation of the cell structure and organelles during autolytic PCD of Antirrhinum majus "Legend White" petals // Protoplasma. 2023. V. 260. P. 419–435. DOI: 10.1007/s00709-022-01788-5
21. Pozo, O. del & Lam, E. Caspases and programmed cell death in the hypersensitive response of plants to pathogens // Current Biology. 1998. V. 8. P. 1129–1132. DOI: 10.1016/S0960-9822(98)70469-5
22. Rotari, V. I., He, R. & Gallois, P. Death by proteases in plants: whodunit // Physiologia Plantarum. 2005. V. 123. P. 376–385. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2005.00465.x
23. Sijacic, P. et al. Identification of the pollen determinant of S-RNase-mediated self-incompatibility // Nature. 2004. V. 429. P. 302–305. DOI: 10.1038/nature02523
24. Sun, Y.-L., Zhao, Y., Hong, X. & Zhai, Z.-H. Cytochrome c release and caspase activation during menadione-induced apoptosis in plants // FEBS Letters. 1999. V. 462. P. 317–321. DOI: 10.1016/S0014-5793(99)01539-2
25. Thomas, S. G. & Franklin-Tong, V. E. Self-incompatibility triggers programmed cell death in Papaver pollen // Nature. 2004. V. 429. P. 305–309. DOI: 10.1038/nature02540
26. Thomas, S. G., Huang, S., Li, S., Staiger, C. J. & Franklin-Tong, V. E. Actin depolymerization is sufficient to induce programmed cell death in self-incompatible pollen // Journal of Cell Biology. 2006. V. 174. P. 221–229. DOI: 10.1083/jcb.200604011
27. Ushijima, K. et al. The S haplotype-specific F-box protein gene, SFB, is defective in self-compatible haplotypes of Prunus avium and P. mume // The Plant Journal. 2004. V. 39. P. 573–586. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2004.02154.x
28. Wleklik, K. & Borek, S. Vacuolar processing enzymes in plant programmed cell death and autophagy // International Journal of Molecular Sciences. 2023. V. 24. P. 1198. DOI: 10.3390/ijms24021198
29. Woltering, E. J., van der Bent, A. & Hoeberichts, F. A. Do Plant Caspases Exist? // Plant Physiology. 2002. V. 130. P. 1764–1769. DOI: 10.1104/pp.006338
30. Xie, F., Vahldick, H., Lin, Z. & Nowack, M. K. Killing me softly - Programmed cell death in plant reproduction from sporogenesis to fertilization // Current Opinion in Plant Biology. 2022. V. 69. P. 102271. DOI: 10.1016/j.pbi.2022.102271
31. Zakharova, E., Khanina, T., Knyazev, A., Milyukova, N. & Kovaleva, L. V. Hormonal Signaling during dPCD: Cytokinin as the Determinant of RNase-Based Self-Incompatibility in Solanaceae // Biomolecules. 2023. V. 13. P. 1033. DOI: 10.3390/biom13071033

32. Zakharova, E. V., Timofeeva, G. V., Fateev, A. D. & Kovaleva, L. V. Caspase-like proteases and the phytohormone cytokinin as determinants of S-RNAse–based self-incompatibility–induced PCD in Petunia hybrida L. // Protoplasma. 2021. V. 258. P. 573–586. DOI: 10.1007/s00709-020-01587-w
33. Zakharova, E. V. et al. Ac-DEVD-CHO (caspase-3/DEVDase inhibitor) suppresses self-incompatibility–induced programmed cell death in the pollen tubes of petunia (*Petunia hybrida* E. Vilm.) // Cell Death Discov. 2024. V. 10. P. 1–11. DOI: 10.1038/s41420-024-01821-x

Цитировать как
Молчанова Т.П., Голиванов Я.Ю., Захарова Е.В. Ac-DEVD-CHO (ингибитор каспазы-3/DEVDазы) подавляет запрограммированную гибель клеток, вызванную самонесовместимостью, в пыльцевых трубках *Solanum pennellii* Correll // Экобиотех. 2025. Т. 8 № 1. С. 40-49. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-4 EDN: NGUDRQ

Cited as
Molchanova T.P., Golivanov Ya.Yu., Zakharova E.V. Ac-DEVD-CHO (caspase-3/DEVDase inhibitor) suppresses programmed cell death induced by self-incompatibility in pollen tubes of *Solanum pennellii* Correll. *Ecobiotech*. 2025. V. 8 (1). P. 40-49. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-4 EDN: NGUDRQ (In Rus.)

Сведения об авторах

Татьяна Петровна Молчанова, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия. E-mail: tatihan@gmail.com, AuthorID: 1252054, ORCID: 0009-0007-2679-424X

Ярослав Юрьевич Голиванов, к.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия. E-mail: gelagen@yandex.ru, AuthorID: 980432, ORCID: 0000-0003-1299-798X

Екатерина Владимировна Захарова, к.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия. E-mail: zakharova_ekater@mail.ru, AuthorID: 112155, ORCID: 0000-0002-1067-2543

Information About the Authors

Tatiana P. Molchanova, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia. E-mail: tatihan@gmail.com, AuthorID: 1252054, ORCID: 0009-0007-2679-424X

Yaroslav Yu. Golivanov, PhD in Biological Sciences, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia. E-mail: gelagen@yandex.ru, AuthorID: 980432, ORCID: 0000-0003-1299-798X

Ekaterina V. Zakharova, PhD in Biological Sciences, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia. E-mail: zakharova_ekater@mail.ru, AuthorID: 112155, ORCID: 0000-0002-1067-2543