



ПАН-МИТОГЕНОМИКА

¹Кулуев А.Р., ¹Матниязов Р.Т., ²Березин А.А., ³Чемерис Д.А., ¹Гарафутдинов Р.Р., ¹Кулуев Б.Р., ¹Чемерис А.В.

¹Институт биохимии и генетики Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия,

E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

²Уфимский университет науки и технологий, Уфа, Россия

³ООО «ГЕНВЕД», Москва, Россия

Резюме

В результате секвенирования все большего числа геномов любой природы (ядерных, хлоропластных, а также и митохондриальных) стало очевидно, что ни один референсный геном того или иного вида не отражает все генетическое разнообразие, присущее этому виду, вследствие чего стало развиваться секвенирование геномов нескольких образцов конкретного вида и составляться так называемые пангеномы, а геномика по сути стала превращаться пангеномику. Полных ядерных геномов растений секвенировано уже у более чем полутора тысяч видов, полные пластымы секвенированы у более чем 13 тысяч видов, тогда как полные митогеномы секвенированы у менее чем 300 видов растений. Причиной такого «отставания» в секвенировании митогеномов растений служат их большие размеры по сравнению с пластами (в среднем около 400 тысяч п.н.), трудности сборки прочитанных нуклеотидных последовательностей ввиду множества повторяющихся элементов, а также меньшая ясность их структурной организации и активные рекомбинационные процессы. Несмотря, на главным образом, матрицейное наследование митогеномов и пластов – это разные генетические системы со своими скоростями эволюции, разными мутационными и рекомбинационными процессами и может быть полезным сравнение близкородственных видов с построением филогенетических древ по геномам обеих органелл. Причем весьма важно знать внутривидовой полиморфизм нуклеотидных последовательностей митогеномов, что ведет к составлению пан-митогеномов, которых для растений составлено пока совсем немного. Так, составлен пан-митогеном для рапса и супер пан-митогеном для ряда видов цитрусовых. Помимо них еще для 20 видов секвенированы по два и более митогенома, что можно считать пангеномным подходом. И в этом митогеномы растений сильно отстают, тогда как ядерных пангеномов растений составлено около полутора сотен, а панпластымы составлены для трех десятков видов и еще у 130 видов секвенированы множественные пластымы.

Ключевые слова: митохондриальная ДНК, митогеном, пан-митогеном, секвенирование, растения

Цитирование: Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Березин А.А., Чемерис Д.А., Гарафутдинов Р.Р., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В. Пан-митогеномика // Biomics. 2025. Т. 17(1). С. 88 – 102. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-7

© Авторы

PAN-MITOGENOMICS

¹Kuluev A.R., ¹Matniyazov R.T., ²Berezin A.A., ³Chemeris D.A., ¹Garafutdinov R.R., ¹Kuluev B.R., ¹Chemeris A.V.

¹Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Russia, Ufa, E-mail: kuluev.azat91@yandex.ru

²Ufa University of Science and Technology, Russia, Ufa

³GENVED LLC, Russia, Moscow

Resume

As a result of sequencing an increasing number of genomes of any nature (nuclear, chloroplast, and also mitochondrial), it became obvious that not a single reference genome of a particular species reflects all the genetic diversity inherent in this species. In this connection the sequencing of the genomes of several samples of the concrete species began to develop and the so-called pangenomes were composed, and thus genomics began to transform into pangenomics. Complete nuclear genomes of plants have already been sequenced in more than one and a half thousand species, complete plastomes have been sequenced in more than 13 thousand species, while complete mitogenomes have been sequenced in less than 300 plant species. The reason for this "lag" in sequencing plant mitogenomes is their large size (on average about 400 thousand bp) compared to plastomes (on average about 140 thousand bp), the difficulty of assembling nucleotide sequences due to the multitude of repetitive elements, as well as less clarity of their structural organization and active recombination processes. Despite mainly matrilineal inheritance, mitogenomes and plastomes are different genetic systems with their own rates of evolution, different mutational and recombination processes, and it may be useful to compare closely related species with the construction of phylogenetic trees based on the genomes of both organelles. Moreover, it is very important to know the intraspecific polymorphism of the nucleotide sequences of mitogenomes, which leads to the creation of pan-mitogenomes, which very few have been compiled for plants so far. Thus, it was created a pan-mitogenomes for rapeseed and Citrus super-pan-mitogenomes for a number of citrus species. In addition, two or more mitogenomes have been sequenced for 20 more species, which can be considered a pangenomic approach. In this, the plant mitogenome is lagging far behind, while plant nuclear pangenomes and panplastomes have been constructed for about one and a half hundred and three dozen species respectively, and multiple plastomes have been sequenced in 130 more species.

Keywords: mitochondrial DNA, mitogenome, pan-mitogenome, sequencing, plants

Citation: Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Berezin A.A., Chemeris D.A., Garafutdinov R.R., Kuluev B.R., Chemeris A.V. Pan-mitogenomics. *Biomics*. 2025. V.17(1). P. 88 - 102. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-7 (In Russian)

© The Authors

Введение

Митохондрии являются очень важными органеллами эукариотической клетки, обеспечивая ее энергией и клеточным дыханием, а через нее жизнедеятельность всего организма. Недавно в одной из статей митохондриальную сеть в животных клетках сравнили даже с электрическим кабелем [Абрамичева и др. (Abramicheva et al.), 2023]. Несмотря на некую общность митохондрий животных и растительных клеток и их схожее эндосимбиотическое происхождение, а также сходство выполняемых функций, они имеют серьезное отличие по размеру их митогеномов. Так, если для животных клеток митогеном представляет собой короткую кольцевую молекулу ДНК длиной в среднем около 15 т.п.н., варьирующую в небольшом размерном диапазоне, то у растений размер митохондриальной ДНК значительно больше, составляя в среднем (преимущественно) около 400 т.п.н. При этом для разных видов, в том числе близкородственных разброс таких значений может достигать значительных величин. Например, у

паразитического растения омелы *Viscum scurruloideum* митогеном имеет размер около 66 т.п.н. [Skippington et al., 2015], тогда как самый крупный из известных митогеномов почти в 200 раз большего размера обнаружен у лиственницы *Larix sibirica* – 11,7 млн.п.н. [Putintseva et al., 2020]. Однако количества кодируемых митогеномами генов как у животных, так и у растительных организмов варьируют не столь значительно. Так, в частности, у той же лиственницы в митогеноме закодировано 40 генов белков, 3 гена рРНК и 34 гена тРНК, а у человека митогеном размером всего 16,5 т.п.н. кодирует 13 белков, 3 гена рРНК и 22 гена тРНК. Прочие последовательности, не кодирующие гены, в митогеномах растений представлены многочисленными диспергированными и палиндромными повторами, приводящими, в том числе к рекомбинациям блоков нуклеотидных последовательностей. При этом считается, что митогеномы растений могут иметь не только кольцевую структуру, но и линейную и даже разветвленную.

Появление методов секвенирования новых поколений заметно ускорило получение информации о полных митогеномах растений, однако ее нехватка все равно ощущается довольно остро. К тому же уже назревает по аналогии с ядерными и хлоропластными пангеномами необходимость составления пан-митогеномов, рассмотрению чего и посвящена данная статья. Впрочем, формирование пан-митогеномов (как и пан-пластомов) имеет несколько иную цель чем составление ядерных пангеномов или пангеномов прокариот, поскольку для двух последних групп организмов важно выявление в дополнение к так называемым коровым или основным генам генома неких вспомогательных в том числе видоспецифичных либо штаммоспецифичных генов, являющихся составной частью всего генома «репертуара», присущему тому или иному виду. Что касается пан-пластомов и пан-митогеномов, то получение подобных сведений не столь актуально ввиду как малого числа генов в этих геномах вообще, так и их эволюционной консервативности в пределах вида по крайней мере или даже рода. Однако в этом случае знание внутривидового полиморфизма ДНК митогеномов позволит четче выстраивать филогенетическое родство видов и отслеживать их эволюцию, выявлять разнообразие гаплотипов (митотипов), а также лучше понимать организацию и функционирование этих геномов, включая происходящие рекомбинационные события и генерацию в функционирующей клетке неких митогеномных субструктур, рассмотрение которых в данной статье останется за пределами рассмотрения, считая, что для этого требуется много больше информации о полных митогеномах, секвенированных к тому же главным образом путем длинных прочтений. Тем более, что есть немало обзоров на этот счет [Cupp, Nielsen, 2014; Gualberto, Newton, 2017; Møller et al., 2021].

Нельзя не затронуть вопрос о NUMTs (nuclear integrants of mitochondrial DNA), в виде вставок митохондриальных нуклеотидных последовательностей разной протяженности, обнаруживаемых при секвенировании тотальной ДНК практически во всех ядерных геномах высших организмов. Из-за разницы в скоростях мутаций в этих геномах [Drouin et al., 2008] может обнаруживаться полиморфизм нуклеотидных последовательностей, непосредственно к ДНК митохондрий отношения не имеющий, и это необходимо учитывать. При этом подобные различия в нуклеотидных последовательностях истинных митогеномов и их NUMTs вариантов могут дополнительно сказываться на выявлении гетероплазмии, как известно присущей этому типу органелл [Woloszynska, 2010; Taniguchi et al., 2023].

Впрочем, этим аспектам посвящено немало обзорных статей [Michailova et al., 2013; Zhang et al., 2020; Wang et al., 2024] и на этом останавливаться здесь также не будем.

В одном из обзоров последних лет [Wang et al., 2024] приводятся сведения о количестве секвенированных цитоплазматических геномов растений согласно которым пластомы секвенированы у более чем 13 тысяч видов, а митогеномов секвенировано только 673. И лишь у 273 видов секвенированы как пластомы, так и митогеномы. Что касается полных ядерных геномов, то они секвенированы уже у более чем полутора тысяч видов растений [Bernal-Gallardo, de Folter, 2024]. Причиной такого «отставания» в секвенировании митогеномов служат несколько большие трудности сборки прочитанных нуклеотидных последовательностей ввиду множества повторяющихся элементов, в том числе довольно протяженных, а также их более крупный размер, нежели у пластомов¹ и в целом меньшую ясность их структурной организации. Это с одной стороны. А с другой - налицо казалось бы не столь очевидная цель секвенирования митогеномов, поскольку они наследуются как и пластомы (преимущественно) матрично и таким образом проследить родство видов, включая аллополиплоиды, проще путем более легкого секвенирования пластомов. На самом деле это не так, и важность секвенирования полных митогеномов заключается в лучшем понимании функционирования крайне важной для ведения селекционных работ системы ЦМС (цитоплазматической мужской стерильности), вызываемой мутациями в митогеноме, которые можно редактировать с целью достижения желанного эффекта гетерозиса [Bohra et al., 2025]. К тому же митогеном и пластом – это разные генетические системы со своими скоростями эволюции, разными мутационными и рекомбинационными процессами и может быть полезным сравнение близкородственных видов с построением филогенетических древ по геномам обеих органелл. Более того, считается, что за счет некоего «подтекания» митохондрий ввиду их меньшего размера по сравнению с хлоропластами митогеномы при опылении могут с большей вероятностью передаваться с пылью, наследуясь также и по отцовской линии, что показано, по крайней мере, для некоторых видов растений [McCauley, 2013; Munashige, Ågren, 2023; Chung, 2025]. Представляет интерес также биотехнологическое использование митохондрий, чему в том числе в нашей стране уделяется определенное внимание [Тарасенко и др. (Tarasenko et

¹ в среднем в три-пять раз, хотя есть примеры и почти стократных различий

al.), 2019; Tarasenko et al., 2021] и без знания полных митогеномов тут не обойтись. Связывают с митохондриями и функционирование иммунной системы у растений [Wang et al., 2022].

Однако по мере секвенирования все большего числа (любых) геномов стало очевидно, что ни один референсный геном того или иного вида не отражает все генетическое разнообразие, присущее этому виду, вследствие чего стало развиваться секвенирование геномов нескольких образцов конкретного вида и составляться так называемые пангеномы, а геномика по сути стала превращаться пангеномику. И в этом номере журнала ядерным пангеномам и пан-пластам посвящены отдельные статьи [Kuluev et al., 2025; Samigullin et al., 2025]. В первой из них специальное внимание уделено как вопросам терминологии, так и развитию подобных исследований в целом и поэтому в данной статье этому внимание уделяться не будет, а будет сделан акцент на пока еще немногочисленных работах, в которых составлялись пан-митогеномы или применялись пан-митогеномные подходы.

Ядерных пангеномов секвенировано уже более полутора сотен, причем помимо пангеномов, характерных для конкретного вида, есть уже и супер-пангеномы и даже можно выделить гипер-пангеномы, характерные для рода или близких родов одного семейства соответственно [Kuluev et al., 2025]. Что касается хлоропластных геномов, то таковые с конкретным упоминанием в статьях пан-пластов секвенированы только у чуть более чем трех десятков видов и еще для 130 видов секвенированы в рамках отдельных работ множественные хлоропластные геномы, что фактически является пангеномным подходом [Samigullin et al., 2025]. Однако это составляет лишь малую толику из более чем 13 тысяч полностью секвенированных хлоропластных геномов для отдельных видов высших растений. И этому есть вполне логичное объяснение, поскольку считается, что пласты высококонсервативны в эволюции и, секвенировав один такой для конкретного вида этим можно и ограничиться. Но на самом деле это не так и собранная информация по пан-пластам ярко это демонстрирует [Samigullin et al., 2025]. К тому же в каждом таком исследовании стремились секвенировать пластом для вида у которого он еще не был известен, в том числе справедливо опасаясь, что статья, содержащая информацию о повторном секвенировании некоего пласта может быть отвергнута редакцией, как не несущая принципиально новой информации. Тем не менее, определенный прогресс в плане секвенирования пан-пластов есть и можно не сомневаться, что такие работы будут только шириться. Рассматриваем эту ситуацию столь подробно потому что прослеживается аналогичное

отношение к повторному секвенированию митогеномов у видов растений, для которых полная нуклеотидная последовательность уже известна. При этом секвенирование пан-митогеномов находится можно сказать совсем в зачаточном состоянии и данная статья имеет целью обратить внимание научного сообщества на эту проблематику.

Краткая история изучения митохондрий (растений) и используемой терминологии

Нынешнее обозначение внутриклеточных структур как митохондрии появилось в конце позапрошлого века, когда С. Benda назвал их «митохондрион», отталкиваясь от греческих слов – *μίτος* - нить и *χόνδρος* - гранула [Benda, 1898]. Позже, помимо используемых и сейчас терминов «митохондрия», «хондриосома» и «плазмон», в ходу некоторое время были обозначения 'eclectosome' и 'plastosome' [Cowdry, 1953], а также 'cytoplasmion' и 'plasmagenes' [Michaelis, 1954].

Считается, что начало цитологическим наблюдениям внутриклеточных структур, могущих быть митохондриями, было положено еще в 1840-1850-х гг. [Ernster, Schatz, 1981]. Но только в 1890 г. R. Altmann² обратил внимание на повсеместную представленность в разных клетках этих структур и дал им название 'Bioblasten'³, решив, что они являются элементарными организмами (Elementarorganismen), живущими внутри клеток и осуществляющими жизненные функции. Альтман своей пионерной работой намного опередил время, поскольку затем на протяжении многих десятилетий с начала 1920-х гг. мысль о том, что митохондрии являются некими внутриклеточными эндосимбионтами воспринималась как абсурдная. Однако здесь нужно вспомнить, что выдающийся российский ботаник и физиолог растений А.Н. Фаминцын, много внимания уделявший вопросам симбиоза, в своей последней, оставшейся неопубликованной работе 1918 г. написания, в частности заметил, что «...растительная клетка разложима на несколько самостоятельных организмов, другими словами, выясняется, что и растительная клетка (как и животная) суть симбиотический комплекс» [Хахина (Khakhina), 1979]. Но лишь после подтверждения присутствия в митохондриях молекул ДНК и выхода в 1970 г. капитального труда L. Margulis "Origin of Eukaryotic Cells. Evidence and Research Implications for a Theory

² тот самый Альтман, давший нуклеину Ф. Мишера нынешнее название «нуклеиновая кислота» [Altmann, 1889]

³ βίος с древнегреческого переводится как «жизнь», а βλαστός – как «зародыш»

of the Origin and Evolution of Microbial, Plant, and Animal Cells on the Precambrian Earth” [Margulis, 1970] точка зрения об эндосимбиотической природе митохондрий возобладали.

Тем не менее, в начале прошлого века шло накопление информации о митохондриях. Так, растительные митохондрии были впервые описаны в 1904 г. при исследовании пыльников кувшинки белой *Nymphaea alba* [Meves, 1904]. Через несколько лет после повторного открытия в 1900 г. законов Менделя в 1909 г. исследователи столкнулись с неменделевским наследованием, в котором заподозрили роль цитоплазмы. Тогда же вышла статья, уже в заголовке которой ‘The Chondriosomes as Bearers of the Hereditary Qualities’⁴ говорилось о роли митохондрий в передаче наследственной информации [Payne, 1909]. Сравнение микроскопических изображений митохондрий животных и растений было произведено в 1917 г. на препаратах клеток гороха и поджелудочной железы, фиксированных в формалине с бихроматом [Cowdry, 1917].

Новый этап изучения этих органелл начался в 1934 г. после того как митохондрии из печени морских свинок были выделены с помощью центрифугирования [Bensley, Hoerr, 1934]. Впервые ДНК из митохондрий растений была изолирована в середине 1960-х гг. Так, в частности, в одной из работ с помощью дифференциального центрифугирования выделяли митохондрии, свободные от ядер и пластид из ряда видов растений – золотистой фасоли, рапса, батата, лука после чего из них стандартным методом выделяли ДНК [Suyama, Bonner, Jr., 1966]. Аналитическое ультрацентрифугирование в градиенте плотности хлористого цезия, показало схожую для них всех плавучую плотность⁵, составившую $\rho=1.706$ г/см³. В той же работе довольно сложным способом, используя специальный ДНК-метчик с тяжелыми изотопами водорода и азота, взвешиванием перенесенных на бумагу площадей денситометрических пиков после аналитического ультрацентрифугирования, подсчитали, что количество ДНК внутри одного митохондрия фасоли *Vigna radiata* составляет около 5×10^{-10} мкг. Сейчас, зная размер митогенома данного вида, составляющий около 400 т.п.н., можно рассчитать, что это количество приходится на одну копию генома,

⁴ что можно перевести как «Хондриосомы как носители наследственных качеств»

⁵ что сейчас не вызывает ни удивления, ни вопросов, поскольку после секвенирования полных митогеномов многих видов высших растений известно, что их GC-состав варьирует в относительно небольших пределах 43-46%.

что заставляет сомневаться в точности, сделанных в середине 1960-х гг. подсчетов, поскольку в настоящее время считается, что в каждой митохондрии содержатся сотни митогеномов. Здесь стоит заметить, что размеры митохондрий у растений оцениваются в 1-3 мкм в длину с диаметром около 0,5 мкм и их объем составляет таким образом около (менее) 10^9 нм³, а объем который требуется для одного митогенома размером 400 т.п.н. составляет (без учета его трехмерной организации) 6×10^4 нм³ и следовательно нет пространственных препятствий к тому, чтобы митохондриальных геномов обычно в виде кольцевых молекул в одной растительной митохондрии могло уместиться по крайней мере несколько десятков. К тому же деление митохондрий предполагает, по сути, случайное распределение в дочерние органеллы митогеномов и поэтому их не может быть мало.

Впервые очищенные препараты митохондрий золотистой фасоли *V. radiata* и картофеля *Solanum tuberosum* с помощью дифференциального центрифугирования в градиенте сахарозы были получены в 1972 г. [Douce et al., 1972]. И только еще через десяток лет после получения относительно чистых препаратов митохондриальной ДНК двумя группами ученых [Lonsdale, 1984; Palmer, Shields, 1984] на примере кукурузы *Zea mays* и китайской капусты *Brassica campestris* была предположена структура ДНК внутри митохондрий, представляющая собой сложную организацию из кольцевых молекул разной длины, одна из которых (наиболее крупная) была названа ‘master circle’ или ‘master chromosomes’, из которых, по их мнению, возникали, так называемые «субкольца». По прошествии 40 лет так или иначе находятся свидетельства этому, однако механизм образования субколец или фрагментации мастер-хромосомы до конца неясен [Sloan, 2013; Møller et al., 2021]. При этом секвенирование полных митохондриальных геномов, все чаще называемых «митогеномами», позволило воочию увидеть множественные повторяющиеся элементы, действительно могущие способствовать рекомбинации и вызывать возникновение сложных конструкций, в том числе не только кольцевой, но и линейной и разветвленной природы.

Первый полный митогеном растения был секвенирован у резуховидки Таля *Arabidopsis thaliana* и размер его кольцевой мастер-хромосомы оказался равен 366924 п.н. [Unsel et al., 1997]. Практически одновременно был секвенирован и геном альфапротеобактерии *Rickettsia prowaseki* размером в три раза больше - 1111523 п.н. [Andersson et al., 1998]. При этом оказалось, что их нуклеотидные последовательности удивительным образом местами

совпадают [Gray et al., 1999]. Однако вместо 834 генов у риккетсии в митогеноме арабидопсиса сохранилось лишь 32 белок-кодирующих гена, участвующих в экспрессии генома и клеточном дыхании, а остальные элиминировались или «перекочевали» в ядерный геном этого растения.

Сейчас считается установленным, что митохондрии это бывшие альфапротеобактерии, близкие неким пра-риккетсиям, вступившим в симбиотические отношения с зарождавшейся эукариотической клеткой. Хотя можно встретить и несколько отличающуюся точку зрения.

Параллельно с исследованием структуры митохондрий и находящейся в ней ДНК шло изучение функций митохондрий и этому вопросу посвящена отдельная историческая статья с указанием многих важных вех [Ernster, Schatz, 1981] и посему здесь эти вопросы останутся за пределами рассмотрения.

В отечественной литературе имеется обзор [Юрина, Одинцова (Yurina, Odintsova), 2016], специально посвященный геномам митохондрий фотосинтезирующих эукариот и, несмотря на то, что он был написан около 10 лет назад, тем не менее, дает довольно полное и всестороннее представление о митогеномах растений и их функционировании, содержит также таблицу, из которой видно, что количества белок-кодирующих генов в митогеномах секвенированных на тот момент растений различаются совсем незначительно – от 25 до 41. Однако еще более интересным является факт, что у трех видов одного рода *Silene* таких генов имеется 25, 25 и 26, но при этом их митогеномы отличаются кардинально. Так, митогеном *S.latifolia* имеет размер 253 т.п.н., *S.noctiflora* – 6728 т.п.н., а *S.conica* и того больше – 11318 т.п.н.

При этом нужно признать, что эти митогеномы – единственные секвенированные для данных видов и поэтому их внутривидовой полиморфизм остается под вопросом. То же самое можно отнести и к самым мелкому и крупному митогеномам упомянутых выше омель и листовенницы. Поэтому для лучшего понимания организации и функционирования митохондриальных геномов растений нужно изучать (секвенировать) их множественные митогеномы или составлять пан-митогеномы. И этот процесс можно сказать уже начался, хотя нужно признать идет медленно, как впрочем и с другими митохондриальными геномами разных групп организмов, которые рассмотрим при дальнейшем изложении, соблюдая по возможности хронологический порядок. Причем несколько больше публикаций, где непосредственно термины «пан-митогеном» или «пан-митогеномный» не звучали, но по сути такой подход применялся.

Пан-митогеномы

Впервые упоминание пангеномного анализа генетического материала митохондрий отмечается в 2014 г. на примере микроводорослей рода *Nannochloropsis* [Starkenburger et al., 2014]. В той работе был секвенирован митогеном водоросли *N.salina*, размер которого оказался равен 41992 п.н. и он кодировал 43 гена белков. Сравнив митогеном этого вида с митогеномами близких видов *N.oculata* (41721 п.н.), *N.oceanica* (38067 п.н.), *N.gaditana* (42067 п.н.), были выявлены уровни их родства, а также предположено, что *N.gaditana* может быть просто штаммом *N.salina*. Здесь можно еще добавить, что сопоставление у данных видов пластомеров подтвердило эти результаты, но при этом проценты выявляемого сходства у митогеномов были несколько ниже чем у пластид.

Отечественными авторами для реконструкции филогении 24 видов мхов из 16 родов был построен их пан-митогеном [Горюнов и др. (Goryunov et al.), 2016]. Причем пан-митогеном составлялся с помощью специально созданной в рамках той работы программы NPG-explorer, позволившей представить блоки, выравненных последовательностей ортологичных фрагментов митогеномов отдельных видов мхов, покрывающей в совокупности все их митохондриальные геномы. И выявленные перестройки митогеномов мхов были использованы при реконструкции филогении исследованных видов, размеры кольцевых молекул ДНК которых варьировали от 100725 до 141276 п.н.

Помимо Царства растений, пан-митогеномы конструировались и для некоторых видов фитопатогенных грибов. В частности, для 24 изолятов *Fusarium graminearum* были секвенированы митогеномы в виде кольцевых хромосом, размеры которых варьировали от 93560 до 101424 п.н. [Brankovics et al., 2018]. Кодрующие области показали высокую консервативность, в то время как варибельность межгенных областей была довольно высокой. При этом наиболее варибельными частями явились интроны. Было отмечено, что такой подход дает более полное представление об изменчивости митогеномов. Причем в данной статье было отмечено, что происходит постепенный переход от оперирования геномом вида с помощью единственной референсной геномной последовательности к пангеномам. Не так давно другими авторами был составлен пан-митогеном для другого вида фузариума *F.oxysporum* на основе отдельных геномов 706 изолятов [van Westerhoven et al., 2024]. Пан-митогеном этого вида фитопатогенного гриба, составленный на основе графов, оказался равным 87336 п.н. и послужил лучшим пониманию

рекомбинационных процессов и в целом эволюционных событий.

Пан-митогеномный подход был применен при изучении двух видов грибных фитопатогенов *Monilinia fructicola* и *M.laxa*, поражающих персик [Yildiz, Ozkilinc, 2021]. Для каждого вида анализировались по 8 образцов и размеры их митогеномов, имеющих кольцевую структуру, варьировали от 158067 до 167838 п.н. у *M.fructicola* и от 178351 до 179780 п.н. у *M.laxa*. Причем доля консервативных последовательностей у них оказалась высока, составив 94-98%. При этом GC-состав митогеномов был довольно низким, находясь в пределах 30-31%.

Прежде чем перейти к основной теме данной статьи, посвященной пан-митогеномам растений, пожалуй стоит упомянуть недавнюю публикацию, в которой был составлен пан-митогеном рода *Equus*, объединяющего виды лошадей, ослов и зебр [Du et al., 2025]. Решили поместить этот материал здесь⁶ по простой причине - это первый официально объявленный пан-митогеном животных организмов, включая человека. На самом деле при исследовании и сравнении митогеномов животных обычно оперируют их гаплотипами (митотипами) и ввиду малых размеров их митохондриальной ДНК составление пан-митогеномов не кажется актуальным. Получит ли продолжение и дальнейшее развитие то исследование китайских авторов [Du et al., 2025] и распространится ли этот подход на другие животные объекты – покажет время, но коснуться его тут возможно будет правильным с учетом того, что составленных пан-митогеномов любых организмов пока совсем немного. Итак, в рамках их работы были секвенированы митогеномы шести ослов, размеры которых составили от 16536 до 16696 п.н., кодируя 37 генов, из которых только 13 кодировали белки. В дополнении к ним из GenBank в анализ были взяты 161 ослиный и 560 лошадиных митогеномов. Для построения филогенетического древа в качестве внешней группы были взяты митогеномы двух видов тапиров. Авторы посчитали, что использование пан-митогеномного подхода позволило им выявить независимые процессы одомашнивания лошадей и ослов.

Переходя, наконец, к пан-митогеномам высших растений, нужно сказать, что нам удалось найти всего две статьи, где этот термин в связи с ними упоминается. Так, на основе секвенированных митогеномов 1456 образцов рапса *Brassica napus* был составлен митохондриальный пангеном этого вида, размер которого оказался равен 222076 п.н., кодируя

35 белков [Liu et al., 2022]. При этом размеры индивидуальных митогеномов рапса варьировали от 219740 до 226520 п.н. Поскольку рапс является аллотетраплоидным видом, то определенный интерес представляло выяснение видов, послуживших материнской формой при его образовании. Проведенный анализ показал, что имеется несколько митотипов и типы цитоплазмы были обозначены как *nap*, *cam*, *pol* и *ole*, причем на долю каждого из них пришлось 1215, 170, 53 и 18 из 1456 секвенированных митогеномов соответственно. В этой работе был составлен также пан-пластом на основе 1327 образцов рапса и для него было обнаружено 2092 отличающихся вариантов, тогда как в пан-митогеноме таковых оказалось всего 326. Это к слову о считающемся высоком эволюционном консерватизме хлоропластных геномов и напротив большей variability митохондриальной ДНК. Хотя на самом деле уже принято считать, что последовательности митогенома, кодирующие гены довольно консервативны, чего нельзя сказать о прочих последовательностях и тем более о самой структуре митогеномов.

Был составлен *Citrus* супер пан-митогеном на основе ряда видов и гибридов этого рода (*Citrus reticulata*, *C.unshiu*, *C.maxima*, *C.limon*, *C.sinensis*, *C.paradisi*, *C.sinensis* × *C.reticulata*) [Wang et al., 2022]. С учетом того, что в той работе были секвенированы также митогеномы других родов семейства Рутовых - *Atalantia buxifolia*, *Poncirus trifoliata*, *Fontunella hindsii*, то этот супер пан-митогеном в пору называть гипер пан-митогеномом. При этом размеры митогеномов представителей рода *Citrus* варьировали в пределах от 509002 до 536281 п.н. *Poncirus trifoliata* и *Fontunella hindsii* имели митогеномы близких размеров – 533342 и 520158 п.н. соответственно, тогда как митогеном *Atalantia buxifolia* был заметно меньше – 449354 п.н. Было обнаружено, что эволюция митогеномов цитрусовых сопровождалась аккумуляцией крупных структурных вариаций, вызывая гетероплазмию, в том числе у гибридов за счет патрилинейного наследования митогеномов из-за эффекта «подтекания». Была прослежена связь между химерными рамками считывания в митогеномах и ЦМС ввиду их конфликта с ядерным геномом.

О секвенировании митогеномов из линий с ЦМС и линий-восстановителей фертильности сообщается еще в ряде публикаций. Так, у перца *Capsicum annuum* ЦМС линия имела митогеном размером 507452 п.н., а фертильная линия – 511530 п.н. [Jo et al., 2014]. При этом количество генов, кодирующих белки было на один больше у линии с ЦМС (38 и 37) за счет дубликации одного гена. У сои *Glycine max* были секвенированы митогеномы двух линий с ЦМС и трех линий-восстановителей [He et al.,

⁶ тем более, что выше уже описали пан-митогеномы грибов, хотя и имеющих отношение к растениям

2021]. ЦМС линии имели одинаковый размер митогеномов – 402580 п.н., кодируя по 50 белковых гена, а линии-восстановители имели митогеномы размером 434243, 448387 и 465151 п.н., кодируя 48, 34 и 34 гена белков соответственно. У табака *Nicotiana tabacum* наоборот линии с ЦМС имели более крупные размеры митогеномов – 468288 против 430974 п.н., а также 530869 против 472218 п.н., кодируя при этом у данных групп соответственно на 2 и на 1 белковый ген меньше [Wang et al., 2020]. Митогеномы линий мягкой пшеницы *Triticum aestivum* AL18В и AL18А (ЦМС) имели размеры 442712 п.н. и 452491 п.н., причем первый был схож с таковым у *T.aestivum*, тогда как второй – с *T.timopheevii*, известной проявлением ЦМС при скрещиваниях [Hao et al., 2021]. Секвенированы митогеномы у линий хлопчатника *Gossypium hirsutum* и при этом у линии-восстановителя фертильности была обнаружена одна кольцевая молекула размером 607367 п.н., тогда как у ЦМС линии было выявлено три кольцевые молекулы – 396206, 174074 и 63927 п.н., что в общей сложности составляет 603204 п.н. [Xuan et al., 2022]. Причем для обеих линий число кодирующих белковых генов было одинаковым – 33 и 33 (20+7+6).

В литературе можно встретить еще целый ряд публикаций, в которых в рамках одной работы проводилось секвенирование двух или большего числа митогеномов одного вида, включая подвиды. При этом есть сообщения, в которых был секвенирован один митогеном, но для сравнения с ним привлекались другие данные по этому же виду.

В одной из довольно старых работ было сообщено о секвенировании митогеномов двух культивируемых образцов риса *Oryza sativa*, один из которых относился к подвиду *indica*, а другой, будучи похож на *indica*, нес цитоплазму от *japonica* [Tian et al., 2006]. Первый имел митогеном размером 491515 п.н., а второй чуть короче – 490763 п.н. и при этом, помимо инделов, они отличались также 96 SNP. Секвенирование митогеномов двух клонов *Populus tremula* выявило у них небольшие различия по размеру – 783442 и 783513 п.н. [Kersten et al., 2016]. Различия между митогеномами дикого и культивируемого ячменя *Hordeum vulgare* заключались лишь в наличии трех SNP при равной длине в 525599 п.н. [Hisano et al., 2016]. Также не очень большие отличия по размеру митогеномов оказались характерны для четырех сортов винограда *Vitis vinifera* – 773296, 773384, 773458 и 773534 п.н. хотя необходимо заметить, что в статье оговаривается, что в результате произведенных сборок остались промежутки [Tabidze et al., 2017]. У шести образцов маслин *Olea europaea* в том числе разных подвидов митогеномы имели следующие

размеры – 694631, 710338, 710668, 710737, 737665 и 769995 п.н. [Van der Paer et al., 2017].

Одна группа авторов посвятила две статьи митогеномам картофеля. В первой работе приведена информация о митогеномах 10 сортов диплоидного картофеля *Solanum tuberosum* [Achakkaagari et al., 2021a]. Было обнаружено, что для каждого из них характерны кольцевые молекулы трех и даже четырех размеров (≈ 49 , ≈ 112 , ≈ 229 и ≈ 297 т.п.н.). В другой их работе были секвенированы 13 образцов разных видов картофеля, из которых три образца принадлежали виду *S.stenotomum* и для них были обнаружены схожие кольца чуть отличающихся размеров: ≈ 49 , ≈ 113 и ≈ 284 т.п.н. [Achakkaagari et al., 2021].

Были секвенированы митогеномы трех образцов *Chrysanthemum indicum*, два из которых представляли собой ди- и тетраплоидную форму, а третий относился к разновидности *C.indicum* var. *aromaticum* [Liu et al., 2023]. Размеры их митогеномов составили 192408 п.н. (2 \times), 193563 п.н. (4 \times) и 198095 для var. *aromaticum*. Каждый из них нес по 33 белок-кодирующих гена. Также 33 белка кодировали митогеномы двух сортов люцерны *Medicago sativa*, размеры которых составили 299123 и 306983 п.н. [He et al., 2023].

В одной из недавних работ было сообщено о секвенировании митогеномов пяти образцов *Sorghum bicolor* ssp. *bicolor*, одного образца *S.bicolor* ssp. *verticilliflorum*, а также их дикого сородича *S.propinquum* [Zhang et al., 2023]. Последний вид имел митогеном размером 417648 п.н. Точно такой же размер митогенома имел один из образцов *S.bicolor* ssp. *bicolor*. Два других *S.bicolor* ssp. *bicolor* имели близкие размеры своих митогеномов – 417262 и 417669 п.н., сформировав митотип I. Митотип II для двух образцов *S.bicolor* ssp. *bicolor* характеризовался размерами митогеномов 395604 и 395621 п.н. Самый крупный размер оказался у *S.bicolor* ssp. *verticilliflorum*, образовавший митотип III – 444835 п.н. По мнению авторов наличие разных митотипов отражает два события окультуривания сорго в Юго-Восточной Азии.

Секвенирование митогеномов двух сортов чая *Camellia sinensis* var. *sinensis* позволило установить, что их размеры довольно сильно различались – 991788 п.н. и 1082025 п.н., кодируя по 46 белковых генов [Li et al., 2024]. При сравнении их митогеномов с митогеномами четырех образцов *C.sinensis* var. *assamica* выявились значительные различия в том числе по количеству генов, кодирующих белки, которых у этой группы обнаружено от 31 до 47. И сами размеры митогеномов у представителей *assamica* варьировали в большем диапазоне – от 707441 до 1081966 п.н.

В результате секвенирования митогеномов редкого растения *Pulsatilla patens* размерами около 331 т.п.н. был выявлен сниженный по сравнению с пластами полиморфизм нуклеотидных последовательностей тем не менее авторы смогли разделить 16 образцов из пяти популяций северо-востока Польши на 11 гаплотипов [Szandar et al., 2023]. При этом было отмечено, что сравнительных митогеномных данных на внутривидовом уровне крайне мало. Митогеномы двух подвидов растения *Pueraria montana* var. *thomsonii* и *Pueraria montana* var. *montana* из семейства бобовых имели размеры 457390 и 456731 п.н., неся по 33 белок-кодирующих гена [Guo et al., 2024].

Заключение

Начавшись в 2005 г. с геномов прокариотических организмов, пангеномный подход через некоторое время распространился на ядерные геномы эукариот, включая высшие растения в частности, а также на геномы органелл. Но если пан-пластомы уже составлены для трех десятков видов растений и еще для 130 видов секвенированы для каждого по несколько хлоропластных геномов [Samigullin et al., 2025], то в случае с митогеномами ситуация иная. Формально составлен лишь пан-митогеном для рапса *B.napus* на основе 1456 образцов этого вида [Liu et al., 2022], а также супер пан-митогеном для рода *Citrus* на основе ряда видов и гибридных форм [Wang et al., 2022]. Помимо них, еще для двух десятков видов высших растений секвенировано по несколько митогеномов и проведено их сравнение, что можно рассматривать как применение пангеномного подхода. Можно не сомневаться, что с дальнейшим развитием технологий секвенирования ДНК количество пан-митогеномов растений (и не только) будет увеличиваться, учитывая важность этих знаний для разных целей, включая филогению. Как видно из изложенного выше, для многих видов растений оперировать одним референсным митогеномом вида нельзя так как он далеко не в полной мере отражает вариабельность структурной организации генома этой органеллы и не дает представления о полиморфизме нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК.

Многие из митогеномов растений, как в прежние годы, так и в наступившем 2025 г. секвенированы высокопроизводительными технологиями новых поколений на основе тотальной ДНК, выделяемой, в том числе с использованием простого СТАВ метода, содержащей как митохондриальную, так и ядерную и хлоропластную ДНК [Deng et al., 2025; Feng et al., 2025; Zhang et al., 2025]. И после получения с помощью рассчитанных на массивный параллелизм флуоресцентных

технологий секвенирования множественных коротких ридов ведется их сборка с помощью специализированных программ с применением референсной последовательности, что не в полной мере позволяет восстанавливать истинную последовательность нуклеотидов в конкретном митогеноме. При этом есть отдельные публикации, в которых сообщается о секвенировании митогеномов растений после выделения ДНК из очищенных митохондрий, что снижает вероятность загрязнения ридов ядерной и хлоропластной ДНК [Liu et al., 2011; Jo et al., 2014; Hao et al., 2021; Wang et al., 2022; Li et al., 2024]. К тому же крайне важным является секвенирование ДНК мономолекулярными методами, как например нанопоровой технологией или технологией PacBio, позволяющими читать довольно протяженные последовательности нуклеотидов, на которые потом можно накладывать короткие более точные прочтения и уже созданы соответствующие программы такой гибридной сборки митогеномов. Причем, подход с выделением ДНК из очищенных митохондрий, несмотря на лишние операции, позволяет получать более высокомолекулярную ДНК, при секвенировании лучше подходящую для получения длинных прочтений, сборка которых должна производиться в формате *de novo*. В недавнем обзоре, посвященном вопросам сборки митогеномов растений, отмечается, что требуется проводить гибридную сборку в виде комбинации длинных и коротких прочтений так как иначе протяженные повторяющиеся участки трудно поддаются разрешению [Štorchová, Krüger, 2024]. И это можно считать генеральной линией секвенирования растительных митогеномов сейчас. Другой правильный подход заключается в секвенировании в рамках одной работы нескольких образцов одного и того же вида желательного разного географического происхождения или разных сортов, если это культивируемое растение. Это позволит понять внутривидовую вариабельность и в том числе привести к составлению пан-митогеномов, когда в этом будет возникать необходимость.

Закончить данную статью стоит фрагментом заглавия и фразой из недавней обзорной статьи, посвященной геномам растительных органелл, в названии которой говорится – «...много сделано, еще больше предстоит сделать» [Wang et al., 2024]. Причем эти авторы в разделе “Highlights” пишут, что ‘pan-organellar genomes have provided new evolutionary insights...’. И с тем и с другим нельзя не согласиться.

Литература

1. Абрамичева П.А., Андрианова Н.В., Бабенко В.А. и др. Митохондриальная сеть: электрический

- кабель и многое другое // Биохимия. 2023. Т.88(10). С.1926-1939. DOI: 10.31857/S0320972523100147
2. Горюнов Д.В., Нагаев Б.Э., Николаев М.Ю. и др. Использование нуклеотидного пангенома митохондриальных геномов для реконструкции филогении мхов // Биохимия. 2016. Т.81(1). С.115-121.
 3. Тарасенко В.И., Тарасенко Т.А., Кулинченко М.В. и др. Импорт ДНК в митохондрии растений: комплексный подход для изучения in organelle и in vitro // Биохимия. 2019. Т.84(7). С.1036-1048. DOI: 10.1134/S032097251907011X
 4. Хахина Л.Н. Проблема симбиогенеза. Ист.-критич. очерк исслед. отчет. ботаников. Ленинград : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 156 с.
 5. Юрина Н.П., Одинцова М.С. Геномы митохондрий фотосинтезирующих эукариот // Биохимия. 2016. Т.81(2). С.191-205.
 6. Achakkagari SR, Bozan I, Anglin NL et al. Complete mitogenome assemblies from a panel of 13 diverse potato taxa // *Mitochondrial DNA B Resour.* 2021. V.6(3). P.894-897. doi: 10.1080/23802359.2021.1886016
 7. Achakkagari SR, Tai HH, Davidson C et al. The complete mitogenome assemblies of 10 diploid potato clones reveal recombination and overlapping variants // *DNA Res.* 2021a V.28(4). dsab009. doi: 10.1093/dnares/dsab009
 8. Altmann R. Über Nucleinsäuren // *Archiv für Anatomie und Physiologie.* 1889. V. 5-6. P. 524–536.
 9. Altmann R. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig, Veit Co., 1890. 145 P.
 10. Andersson SG, Zomorodipour A, Andersson JO et al. The genome sequence of *Rickettsia prowazekii* and the origin of mitochondria // *Nature.* 1998 Nov 12;396(6707):133-40. doi: 10.1038/24094
 11. Benda C. Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren. Evertrebraten. II Theil: die Histiogenese der Spermien // *Arch. Anal. Physiol.* 1898. V.73. P. 393-398.
 12. Bensley R.R., Hoerr N. The preparation and properties of mitochondria // *Anat. Rec.* 1934. V.60. P.449-456.
 13. Bernal-Gallardo JJ, de Folter S. Plant genome information facilitates plant functional genomics // *Planta.* 2024. V.259(5). 117. doi: 10.1007/s00425-024-04397-z
 14. Bohra A, Tiwari A, Pareek S et al. Past and future of cytoplasmic male sterility and heterosis breeding in crop plants // *Plant Cell Rep.* 2025. V.44(2). 33. doi: 10.1007/s00299-024-03414-5
 15. Brankovics B, Kulik T, Sawicki J et al. First steps towards mitochondrial pan-genomics: detailed analysis of *Fusarium graminearum* mitogenomes // *Peer J.* 2018. V.6. e5963. doi: 10.7717/peerj.5963
 16. Chung KP. Cytoplasmic inheritance: The transmission of plastid and mitochondrial genomes across cells and generations // *Plant Physiol.* 2025. V.198(1). kiaf168. doi: 10.1093/plphys/kiaf168
 17. Cowdry EV. Historical background of research on mitochondria // *J Histochem Cytochem.* 1953. V.1(4). P.183-187. doi: 10.1177/1.4.183
 18. Cowdry N.H. A Comparison of Mitochondria in Plant and Animal Cells // *Biological Bulletin.* 1917. V. 33(3). P. 196-228. doi: 10.2307/1536370
 19. Cupp JD, Nielsen BL. Minireview: DNA replication in plant mitochondria // *Mitochondrion.* 2014. V.19. Pt B. P.231-237. doi: 10.1016/j.mito.2014.03.008
 20. Deng W, Cai X. Complete mitochondrial genome of *Ficus hirta* and its comparative analysis // *Front Genet.* 2025. V.16. 1530105. doi: 10.3389/fgene.2025.1530105
 21. Douce R, Christensen EL, Bonner WD Jr. Preparation of intact plant mitochondria // *Biochim Biophys Acta.* 1972. V.275(2). P.148-160. doi: 10.1016/0005-2728(72)90035-7
 22. Drouin G, Daoud H, Xia J. Relative rates of synonymous substitutions in the mitochondrial, chloroplast and nuclear genomes of seed plants // *Mol Phylogenet Evol.* 2008. V.49(3). P.827-831. doi: 10.1016/j.ympev.2008.09.009
 23. Du W, Sun Q, Hu S, Yu P, Kan S, Zhang W. *Equus* mitochondrial pangenome reveals independent domestication imprints in donkeys and horses // *Sci Rep.* 2025. V.15(1). 6803. doi: 10.1038/s41598-025-91564-1
 24. Ernster L, Schatz G. Mitochondria: a historical review // *J Cell Biol.* 1981. V.91(3). P.227s-255s. doi: 10.1083/jcb.91.3.227s
 25. Feng Y, Liu Y, Han J et al. Decoding the mitogenome of rosemary (*Salvia rosmarinus*): insights into genome evolution, structural dynamics and prospects for mitochondrial engineering // *BMC Plant Biol.* 2025. V.25(1). 488. doi: 10.1186/s12870-025-06516-8
 26. Gray MW, Burger G, Lang BF. Mitochondrial evolution // *Science.* 1999. V.283(5407). P.1476-1481. doi: 10.1126/science.283.5407.1476
 27. Gualberto JM, Newton KJ. Plant Mitochondrial Genomes: Dynamics and Mechanisms of Mutation // *Annu Rev Plant Biol.* 2017. V.68. P.225-252. doi: 10.1146/annurev-arplant-043015-112232
 28. Guo L, Lao G, He L et al. De Novo Assembly and Comparative Analysis of Mitochondrial Genomes of Two *Pueraria montana* Varieties // *Int J Mol Sci.* 2024. V.25(11). 5656. doi: 10.3390/ijms25115656
 29. Hao M, Yang W, Lu W et al. Characterization of the Mitochondrial Genome of a Wheat AL-Type Male Sterility Line and the Candidate CMS Gene // *Int J Mol Sci.* 2021. V.22(12). 6388. doi: 10.3390/ijms22126388
 30. He T, Ding X, Zhang H et al. Comparative analysis of mitochondrial genomes of soybean

- cytoplasmic male-sterile lines and their maintainer lines // *Funct Integr Genomics*. 2021. V.21(1). P.43-57. doi: 10.1007/s10142-020-00760-x
31. He X, Zhang X, Deng Y et al. Structural Reorganization in Two Alfalfa Mitochondrial Genome Assemblies and Mitochondrial Evolution in *Medicago* Species // *Int J Mol Sci*. 2023. V.24(24). 17334. doi: 10.3390/ijms242417334
32. Hisano H, Tsujimura M, Yoshida H et al. Mitochondrial genome sequences from wild and cultivated barley (*Hordeum vulgare*) // *BMC Genomics*. 2016. V.17(1). 824. doi: 10.1186/s12864-016-3159-3
33. Jo YD, Choi Y, Kim DH, Kim BD, Kang BC. Extensive structural variations between mitochondrial genomes of CMS and normal peppers (*Capsicum annum* L.) revealed by complete nucleotide sequencing // *BMC Genomics*. 2014. V.15(1). 561. doi: 10.1186/1471-2164-15-561
34. Kersten B, Faivre Rampant P, Mader M et al. Genome Sequences of *Populus tremula* Chloroplast and Mitochondrion: Implications for Holistic Poplar Breeding // *PLoS One*. 2016. V.11(1). e0147209. doi: 10.1371/journal.pone.0147209
35. Kuluev B.R., Chemeris D.A., Gerashchenkov G.A. et al. Pangenomics of plants // *Biomics*. 2025. V.17(1). P. 42-64. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-4
36. Li L, Li X, Liu Y et al. Comparative analysis of the complete mitogenomes of *Camellia sinensis* var. *sinensis* and *C. sinensis* var. *assamica* provide insights into evolution and phylogeny relationship // *Front Plant Sci*. 2024. V.15. 1396389. doi: 10.3389/fpls.2024.1396389
37. Liang H, Qi H, Wang C et al. Analysis of the complete mitogenomes of three high economic value tea plants (Tea-oil *Camellia*) provide insights into evolution and phylogeny relationship // *Front Plant Sci*. 2025. V.16. 1549185. doi: 10.3389/fpls.2025.1549185
38. Liu H, Cui P, Zhan K et al. Comparative analysis of mitochondrial genomes between a wheat K-type cytoplasmic male sterility (CMS) line and its maintainer line // *BMC Genomics*. 2011. V.12. 163. doi: 10.1186/1471-2164-12-163
39. Liu H, Hou Z, Xu L et al. Comparative analysis of organellar genomes between diploid and tetraploid *Chrysanthemum indicum* with its relatives // *Front Plant Sci*. 2023. V.14. 1228551. doi: 10.3389/fpls.2023.1228551
40. Liu H, Zhao W, Hua W, Liu J. A large-scale population based organelle pan-genomes construction and phylogeny analysis reveal the genetic diversity and the evolutionary origins of chloroplast and mitochondrion in *Brassica napus* L. // *BMC Genomics*. 2022. V.23(1). 339. doi: 10.1186/s12864-022-08573-x
41. Lonsdale DM. A review of the structure and organization of the mitochondrial genome of higher plants // *Plant Mol Biol*. 1984. V.3(4). P.201-206. doi: 10.1007/BF00029655
42. Margulis L. Origin of Eukaryotic Cells. Evidence and Research Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant, and Animal Cells on the Precambrian Earth. New Haven: Yale University Press. 1970. 349 P.
43. McCauley DE. Paternal leakage, heteroplasmy, and the evolution of plant mitochondrial genomes // *New Phytol*. 2013. V.200(4). P.966-977. doi: 10.1111/nph.12431
44. Meves F. Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen // *Berich. Deutsch. Botan. Gesellsch.* 1904. V. 22. P. 284-286
45. Michaelis P. Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance // *Adv Genet*. 1954. V.6. P.287-401. doi: 10.1016/S0065-2660(08)60132-7
46. Møller IM, Rasmusson AG, Van Aken O. Plant mitochondria - past, present and future // *Plant J*. 2021. V.108(4). P.912-959. doi: 10.1111/tbj.15495
47. Munasinghe M, Ågren JA. When and why are mitochondria paternally inherited? // *Curr Opin Genet Dev*. 2023. V.80. 102053. doi: 10.1016/j.gde.2023.102053
48. Palmer J., Shields C. Tripartite structure of the *Brassica campestris* mitochondrial genome // *Nature*. 1984. V.307, 437-440. doi: 10.1038/307437a0
49. Payne F. The chondriosomes as bearers of the hereditary qualities // *Am. Nat.* 1909. V.43. P.190-192.
50. Putintseva Y.A., Bondar E.I., Simonov E.P. et al. Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) mitochondrial genome assembled using both short and long nucleotide sequence reads is currently the largest known mitogenome // *BMC Genomics*. 2020. V.21. 654. doi: 10.1186/s12864-020-07061-4
51. Samigullin T.H., Kuluev A.R., Vallejo-Roman K.M. et al. Pan-plastomes or con-plastomes – a novel sight on the genetic diversity of chloroplast genomes of higher plants for phylogenetic investigations // *Biomics*. 2025. T.17(1). P. 77-87. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-6
52. Skippington E, Barkman TJ, Rice DW, Palmer JD. Miniaturized mitogenome of the parasitic plant *Viscum scurruloideum* is extremely divergent and dynamic and has lost all nad genes // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2015. V.112(27). E3515-24. doi: 10.1073/pnas.1504491112
53. Sloan DB. One ring to rule them all? Genome sequencing provides new insights into the 'master circle' model of plant mitochondrial DNA structure // *New*

- Phytol.* 2013. V.200(4). P.978-985. doi: 10.1111/nph.12395
54. Starkenburg SR, Kwon KJ, Jha RK et al. A pangenomic analysis of the *Nannochloropsis* organellar genomes reveals novel genetic variations in key metabolic genes // *BMC Genomics*. 2014. V.15. 212. doi: 10.1186/1471-2164-15-212
55. Štorchová H, Krüger M. Methods for assembling complex mitochondrial genomes in land plants // *J Exp Bot.* 2024. V.75(17). P.5169-5174. doi: 10.1093/jxb/erae034
56. Suyama Y, Bonner WD. DNA from plant mitochondria // *Plant Physiol.* 1966. V.41(3). P.383-388. doi: 10.1104/pp.41.3.383
57. Szandar K, Jakub S, Paukszto Ł et al. Are the Organellar Genomes Useful for Fine Scale Population Structure Analysis of Endangered Plants?-A Case Study of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. // *Genes (Basel)*. 2022. V.14(1). 67. doi: 10.3390/genes14010067
58. Tabidze V, Pipia I, Gogniashvili M et al. Whole genome comparative analysis of four Georgian grape cultivars // *Mol Genet Genomics*. 2017. V.292(6). P.1377-1389. doi: 10.1007/s00438-017-1353-x
59. Taniguchi E, Satoh K, Ohkubo M et al. Nuclear DNA segments homologous to mitochondrial DNA are obstacles for detecting heteroplasmy in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // *PLoS One*. 2023. V.18(8). e0285430. doi: 10.1371/journal.pone.0285430
60. Tarasenko T.A., Klimenko E.S., Tarasenko V.I. et al. Plant mitochondria import DNA via membrane complexes involving various VDAC isoforms // *Mitochondrion*. 2021. V.60. P.43-58. doi: 10.1016/j.mito.2021.07.006
61. Tian X, Zheng J, Hu S, Yu J. The rice mitochondrial genomes and their variations // *Plant Physiol.* 2006. V.140(2). P.401-410. doi: 10.1104/pp.105.070060
62. Unseld M, Marienfeld JR, Brandt P, Brennicke A. The mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana* contains 57 genes in 366,924 nucleotides // *Nat Genet*. 1997. V.15(1). P.57-61. doi: 10.1038/ng0197-57
63. Van de Paer C, Bouchez O, Besnard G. Prospects on the evolutionary mitogenomics of plants: A case study on the olive family (Oleaceae) // *Mol Ecol Resour.* 2018. V.18(3). P.407-423. doi: 10.1111/1755-0998.12742
64. van Westerhoven AC, Dijkstra J, Aznar Palop JL et al. Frequent genetic exchanges revealed by a pan-mitogenome graph of a fungal plant pathogen // *mBio*. 2024. V.15(12). e0275824. doi: 10.1128/mbio.02758-24
65. Wang J, Kan S, Liao X et al. Plant organellar genomes: much done, much more to do // *Trends Plant Sci.* 2024. V.29(7). P.754-769. doi: 10.1016/j.tplants.2023.12.014
66. Wang J, Xu G, Ning Y et al. Mitochondrial functions in plant immunity // *Trends Plant Sci.* 2022. V.27(10). P.1063-1076. doi: 10.1016/j.tplants.2022.04.007
67. Wang N, Li C, Kuang L et al. Pan-mitogenomics reveals the genetic basis of cytonuclear conflicts in citrus hybridization, domestication, and diversification // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2022. V.119(43). e2206076119. doi: 10.1073/pnas.2206076119
68. Wang R, Cai X, Hu S et al. Comparative Analysis of the Mitochondrial Genomes of *Nicotiana tabacum*: Hints Toward the Key Factors Closely Related to the Cytoplasmic Male Sterility Mechanism // *Front Genet.* 2020. V.11. 257. doi: 10.3389/fgene.2020.00257
69. Woloszynska M. Heteroplasmy and stoichiometric complexity of plant mitochondrial genomes--though this be madness, yet there's method in't // *J Exp Bot.* 2010. V.61(3). P.657-671. doi: 10.1093/jxb/erp361
70. Xuan L, Qi G, Li X et al. Comparison of Mitochondrial Genomes between a Cytoplasmic Male-Sterile Line and Its Restorer Line for Identifying Candidate CMS Genes in *Gossypium hirsutum* // *Int J Mol Sci.* 2022. V.23(16). 9198. doi: 10.3390/ijms23169198
71. Yildiz G, Ozkilinc H. Pan-Mitogenomics Approach Discovers Diversity and Dynamism in the Prominent Brown Rot Fungal Pathogens // *Front Microbiol.* 2021. V.12. 647989. doi: 10.3389/fmicb.2021.647989
72. Zhang GJ, Dong R, Lan LN et al. Nuclear Integrants of Organellar DNA Contribute to Genome Structure and Evolution in Plants // *Int J Mol Sci.* 2020. V.21(3). 707. doi: 10.3390/ijms21030707
73. Zhang S, Wang J, He W et al. Variation in mitogenome structural conformation in wild and cultivated lineages of sorghum corresponds with domestication history and plastome evolution // *BMC Plant Biol.* 2023. V.23(1). 91. doi: 10.1186/s12870-023-04104-2
74. Zhang Y, Guo X, Ma R et al. Assembly and analysis of the complete mitochondrial genome of *Prunus davidiana* (Rosaceae) // *Front Plant Sci.* 2025. V.16. 1558619. doi: 10.3389/fpls.2025.1558619

References

1. Abramicheva PA, Andrianova NV, Babenko VA et al. Mitochondrial network: Electric cable and more. *Biochemistry (Moscow)*. 2023. V.88(10). P.1926-1939. DOI: 10.31857/S0320972523100147
2. Achakkagari SR, Bozan I, Anglin NL et al. Complete mitogenome assemblies from a panel of 13 diverse potato taxa. *Mitochondrial DNA B Resour.* 2021. V.6(3). P.894-897. doi: 10.1080/23802359.2021.1886016

3. Achakkagari SR, Tai HH, Davidson C et al. The complete mitogenome assemblies of 10 diploid potato clones reveal recombination and overlapping variants. *DNA Res.* 2021a V.28(4). dsab009. doi: 10.1093/dnares/dsab009
4. Altmann R. Über Nucleinsäuren. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* 1889. V. 5-6. P. 524–536.
5. Altmann R. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig, Veit Co., 1890. 145 P.
6. Andersson SG, Zomorodipour A, Andersson JO et al. The genome sequence of *Rickettsia prowazekii* and the origin of mitochondria. *Nature.* 1998 Nov 12;396(6707):133-40. doi: 10.1038/24094
7. Benda C. Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren. Evertbraten. II Theil: die Histiogenese der Spermien. *Arch. Anal. Physiol.* 1898. V.73. P. 393-398.
8. Bensley R.R., Hoerr N. The preparation and properties of mitochondria. *Anat. Rec.* 1934. V.60. P.449-456.
9. Bernal-Gallardo JJ, de Folter S. Plant genome information facilitates plant functional genomics. *Planta.* 2024. V.259(5). 117. doi: 10.1007/s00425-024-04397-z
10. Bohra A, Tiwari A, Pareek S et al. Past and future of cytoplasmic male sterility and heterosis breeding in crop plants. *Plant Cell Rep.* 2025. V.44(2). 33. doi: 10.1007/s00299-024-03414-5
11. Brankovics B, Kulik T, Sawicki J et al. First steps towards mitochondrial pan-genomics: detailed analysis of *Fusarium graminearum* mitogenomes. *Peer J.* 2018. V.6. e5963. doi: 10.7717/peerj.5963
12. Chung KP. Cytoplasmic inheritance: The transmission of plastid and mitochondrial genomes across cells and generations. *Plant Physiol.* 2025. V.198(1). kiaf168. doi: 10.1093/plphys/kiaf168
13. Cowdry EV. Historical background of research on mitochondria. *J Histochem Cytochem.* 1953. V.1(4). P.183-187. doi: 10.1177/1.4.183
14. Cowdry N.H. A Comparison of Mitochondria in Plant and Animal Cells. *Biological Bulletin.* 1917. V. 33(3). P. 196-228. doi: 10.2307/1536370
15. Cupp JD, Nielsen BL. Minireview: DNA replication in plant mitochondria. *Mitochondrion.* 2014. V.19. Pt B. P.231-237. doi: 10.1016/j.mito.2014.03.008
16. Deng W, Cai X. Complete mitochondrial genome of *Ficus hirta* and its comparative analysis. *Front Genet.* 2025. V.16. 1530105. doi: 10.3389/fgene.2025.1530105
17. Douce R, Christensen EL, Bonner WD Jr. Preparation of intact plant mitochondria. *Biochim Biophys Acta.* 1972. V.275(2). P.148-160. doi: 10.1016/0005-2728(72)90035-7
18. Drouin G, Daoud H, Xia J. Relative rates of synonymous substitutions in the mitochondrial, chloroplast and nuclear genomes of seed plants. *Mol Phylogenet Evol.* 2008. V.49(3). P.827-831. doi: 10.1016/j.ympev.2008.09.009
19. Du W, Sun Q, Hu S et al. *Equus* mitochondrial pangenome reveals independent domestication imprints in donkeys and horses. *Sci Rep.* 2025. V.15(1). 6803. doi: 10.1038/s41598-025-91564-1
20. Ernster L, Schatz G. Mitochondria: a historical review. *J Cell Biol.* 1981. V.91(3). P.227s-255s. doi: 10.1083/jcb.91.3.227s
21. Feng Y, Liu Y, Han J et al. Decoding the mitogenome of rosemary (*Salvia rosmarinus*): insights into genome evolution, structural dynamics and prospects for mitochondrial engineering. *BMC Plant Biol.* 2025. V.25(1). 488. doi: 10.1186/s12870-025-06516-8
22. Goryunov D.V., Nagaev B.E., Nikolaev M.Yu. et al. Moss phylogeny reconstruction using nucleotide pangenome of mitochondrial genomes. *Biochemistry (Moscow).* 2016. V.81(1). P.115-121.
23. Gray MW, Burger G, Lang BF. Mitochondrial evolution. *Science.* 1999. V.283(5407). P.1476-1481. doi: 10.1126/science.283.5407.1476
24. Gualberto JM, Newton KJ. Plant Mitochondrial Genomes: Dynamics and Mechanisms of Mutation. *Annu Rev Plant Biol.* 2017. V.68. P.225-252. doi: 10.1146/annurev-arplant-043015-112232
25. Guo L, Lao G, He L et al. De Novo Assembly and Comparative Analysis of Mitochondrial Genomes of Two *Pueraria montana* Varieties. *Int J Mol Sci.* 2024. V.25(11). 5656. doi: 10.3390/ijms25115656
26. Hao M, Yang W, Lu W et al. Characterization of the Mitochondrial Genome of a Wheat AL-Type Male Sterility Line and the Candidate CMS Gene. *Int J Mol Sci.* 2021. V.22(12). 6388. doi: 10.3390/ijms22126388
27. He T, Ding X, Zhang H et al. Comparative analysis of mitochondrial genomes of soybean cytoplasmic male-sterile lines and their maintainer lines. *Funct Integr Genomics.* 2021. V.21(1). P.43-57. doi: 10.1007/s10142-020-00760-x
28. He X, Zhang X, Deng Y et al. Structural Reorganization in Two Alfalfa Mitochondrial Genome Assemblies and Mitochondrial Evolution in *Medicago* Species. *Int J Mol Sci.* 2023. V.24(24). 17334. doi: 10.3390/ijms242417334
29. Hisano H, Tsujimura M, Yoshida H et al. Mitochondrial genome sequences from wild and cultivated barley (*Hordeum vulgare*). *BMC Genomics.* 2016. V.17(1). 824. doi: 10.1186/s12864-016-3159-3
30. Jo YD, Choi Y, Kim DH et al. Extensive structural variations between mitochondrial genomes of CMS and normal peppers (*Capsicum annuum* L.) revealed by complete nucleotide sequencing. *BMC Genomics.* 2014. V.15(1). 561. doi: 10.1186/1471-2164-15-561
31. Kersten B, Faivre Rampant P, Mader M et al. Genome Sequences of *Populus tremula* Chloroplast and

- Mitochondrion: Implications for Holistic Poplar Breeding. *PLoS One*. 2016. V.11(1). e0147209. doi: 10.1371/journal.pone.0147209
32. Khakhina L.N. Problema simbiogeneza. Ist.-kritich. ocherk issled. otech. botanikov. Leningrad : Nauka. Leningr. otd-nie, 1979. 156 s. [The problem of symbiogenesis] (In Russian)
33. Kuluev B.R., Chemeris D.A., Gerashchenkov G.A. et al. Pangenomics of plants. *Biomics*. 2025. V.17(1). P. 42-64. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-4
34. Li L, Li X, Liu Y et al. Comparative analysis of the complete mitogenomes of *Camellia sinensis* var. *sinensis* and *C. sinensis* var. *assamica* provide insights into evolution and phylogeny relationship. *Front Plant Sci*. 2024. V.15. 1396389. doi: 10.3389/fpls.2024.1396389
35. Liang H, Qi H, Wang C et al. Analysis of the complete mitogenomes of three high economic value tea plants (Tea-oil *Camellia*) provide insights into evolution and phylogeny relationship. *Front Plant Sci*. 2025. V.16. 1549185. doi: 10.3389/fpls.2025.1549185
36. Liu H, Cui P, Zhan K et al. Comparative analysis of mitochondrial genomes between a wheat K-type cytoplasmic male sterility (CMS) line and its maintainer line. *BMC Genomics*. 2011. V.12. 163. doi: 10.1186/1471-2164-12-163
37. Liu H, Hou Z, Xu L et al. Comparative analysis of organellar genomes between diploid and tetraploid *Chrysanthemum indicum* with its relatives. *Front Plant Sci*. 2023. V.14. 1228551. doi: 10.3389/fpls.2023.1228551
38. Liu H, Zhao W, Hua W, Liu J. A large-scale population based organelle pan-genomes construction and phylogeny analysis reveal the genetic diversity and the evolutionary origins of chloroplast and mitochondrion in *Brassica napus* L. *BMC Genomics*. 2022. V.23(1). 339. doi: 10.1186/s12864-022-08573-x
39. Lonsdale DM. A review of the structure and organization of the mitochondrial genome of higher plants. *Plant Mol Biol*. 1984. V.3(4). P.201-206. doi: 10.1007/BF00029655
40. Margulis L. Origin of Eukaryotic Cells. Evidence and Research Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant, and Animal Cells on the Precambrian Earth. New Haven: Yale University Press. 1970. 349 P.
41. McCauley DE. Paternal leakage, heteroplasmy, and the evolution of plant mitochondrial genomes. *New Phytol*. 2013. V.200(4). P.966-977. doi: 10.1111/nph.12431
42. Meves F. Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen. *Berich. Deutsch. Botan. Gesellsch.* 1904. V. 22. P. 284-286
43. Michaelis P. Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. *Adv Genet*. 1954. V.6. 1954. P.287-401. doi: 10.1016/S0065-2660(08)60132-7
44. Møller IM, Rasmusson AG, Van Aken O. Plant mitochondria - past, present and future. *Plant J*. 2021. V.108(4). P.912-959. doi: 10.1111/tpj.15495
45. Munasinghe M, Ågren JA. When and why are mitochondria paternally inherited? *Curr Opin Genet Dev*. 2023. V.80. 102053. doi: 10.1016/j.gde.2023.102053
46. Palmer J., Shields C. Tripartite structure of the *Brassica campestris* mitochondrial genome. *Nature*. 1984. V.307, 437-440. doi: 10.1038/307437a0
47. Payne F. The chondriosomes as bearers of the hereditary qualities. *Am. Nat*. 1909. V.43. P.190-192.
48. Putintseva Y.A., Bondar E.I., Simonov E.P. et al. Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) mitochondrial genome assembled using both short and long nucleotide sequence reads is currently the largest known mitogenome. *BMC Genomics*. 2020. V.21. 654. doi: 10.1186/s12864-020-07061-4
49. Samigullin T.H., Kuluev A.R., Vallejo-Roman K.M. et al. Pan-plastomes or con-plastomes – a novel sight on the genetic diversity of chloroplast genomes of higher plants for phylogenetic investigations. *Biomics*. 2025. T.17(1). P. 77-87. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-6
50. Skippington E, Barkman TJ, Rice DW, Palmer JD. Miniaturized mitogenome of the parasitic plant *Viscum scurruloideum* is extremely divergent and dynamic and has lost all nad genes. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2015. V.112(27). E3515-24. doi: 10.1073/pnas.1504491112
51. Sloan DB. One ring to rule them all? Genome sequencing provides new insights into the 'master circle' model of plant mitochondrial DNA structure. *New Phytol*. 2013. V.200(4). P.978-985. doi: 10.1111/nph.12395
52. Starckenburg SR, Kwon KJ, Jha RK et al. A pangenomic analysis of the *Nannochloropsis* organellar genomes reveals novel genetic variations in key metabolic genes. *BMC Genomics*. 2014. V.15. 212. doi: 10.1186/1471-2164-15-212
53. Štorchová H, Krüger M. Methods for assembling complex mitochondrial genomes in land plants. *J Exp Bot*. 2024. V.75(17). P.5169-5174. doi: 10.1093/jxb/erae034
54. Suyama Y, Bonner WD. DNA from plant mitochondria. *Plant Physiol*. 1966. V.41(3). P.383-388. doi: 10.1104/pp.41.3.383
55. Szandar K, Jakub S, Paukszto Ł et al. Are the Organellar Genomes Useful for Fine Scale Population Structure Analysis of Endangered Plants?-A Case Study of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. *Genes (Basel)*. 2022. V.14(1). 67. doi: 10.3390/genes14010067

56. Tabidze V, Pipia I, Gogniashvili M et al. Whole genome comparative analysis of four Georgian grape cultivars. *Mol Genet Genomics*. 2017. V.292(6). P.1377-1389. doi: 10.1007/s00438-017-1353-x
57. Taniguchi E, Satoh K, Ohkubo M et al. Nuclear DNA segments homologous to mitochondrial DNA are obstacles for detecting heteroplasmy in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *PLoS One*. 2023. V.18(8). e0285430. doi: 10.1371/journal.pone.0285430
58. Tarasenko T.A., Klimenko E.S., Tarasenko V.I. et al. Plant mitochondria import DNA via membrane complexes involving various VDAC isoforms. *Mitochondrion*. 2021. V.60. P.43-58. doi: 10.1016/j.mito.2021.07.006
59. Tarasenko T.A., Tarasenko V.I., Koulintchenko M.V. et al. DNA import into plant mitochondria: Complex approach for in organello and in vivo studies. *Biochemistry (Moscow)*. 2019. V.84(7). P. 817-828. DOI: 10.1134/S0006297919070113
60. Tian X, Zheng J, Hu S, Yu J. The rice mitochondrial genomes and their variations. *Plant Physiol*. 2006. V.140(2). P.401-410. doi: 10.1104/pp.105.070060
61. Unseld M, Marienfeld JR, Brandt P, Brennicke A. The mitochondrial genome of *Arabidopsis thaliana* contains 57 genes in 366,924 nucleotides. *Nat Genet*. 1997. V.15(1). P.57-61. doi: 10.1038/ng0197-57
62. Van de Paer C, Bouchez O, Besnard G. Prospects on the evolutionary mitogenomics of plants: A case study on the olive family (Oleaceae). *Mol Ecol Resour*. 2018. V.18(3). P.407-423. doi: 10.1111/1755-0998.12742
63. van Westerhoven AC, Dijkstra J, Aznar Palop JL et al. Frequent genetic exchanges revealed by a pan-mitogenome graph of a fungal plant pathogen. *mBio*. 2024. V.15(12). e0275824. doi: 10.1128/mbio.02758-24
64. Wang J, Kan S, Liao X et al. Plant organellar genomes: much done, much more to do. *Trends Plant Sci*. 2024. V.29(7). P.754-769. doi: 10.1016/j.tplants.2023.12.014
65. Wang J, Xu G, Ning Y et al. Mitochondrial functions in plant immunity. *Trends Plant Sci*. 2022. V.27(10). P.1063-1076. doi: 10.1016/j.tplants.2022.04.007
66. Wang N, Li C, Kuang L et al. Pan-mitogenomics reveals the genetic basis of cytonuclear conflicts in citrus hybridization, domestication, and diversification. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2022. V.119(43). e2206076119. doi: 10.1073/pnas.2206076119
67. Wang R, Cai X, Hu S et al. Comparative Analysis of the Mitochondrial Genomes of *Nicotiana tabacum*: Hints Toward the Key Factors Closely Related to the Cytoplasmic Male Sterility Mechanism. *Front Genet*. 2020. V.11. 257. doi: 10.3389/fgene.2020.00257
68. Woloszynska M. Heteroplasmy and stoichiometric complexity of plant mitochondrial genomes--though this be madness, yet there's method in't. *J Exp Bot*. 2010. V.61(3). P.657-671. doi: 10.1093/jxb/erp361
69. Xuan L, Qi G, Li X et al. Comparison of Mitochondrial Genomes between a Cytoplasmic Male-Sterile Line and Its Restorer Line for Identifying Candidate CMS Genes in *Gossypium hirsutum*. *Int J Mol Sci*. 2022. V.23(16). 9198. doi: 10.3390/ijms23169198
70. Yildiz G, Ozkilinc H. Pan-Mitogenomics Approach Discovers Diversity and Dynamism in the Prominent Brown Rot Fungal Pathogens. *Front Microbiol*. 2021. V.12. 647989. doi: 10.3389/fmicb.2021.647989
71. Yurina N.P., Odintsova M.S. Mitochondrial genome of photosynthetic eukaryotes. *Biochemistry (Moscow)*. 2016. V.81(2). P.191-205.
72. Zhang GJ, Dong R, Lan LN et al. Nuclear Integrants of Organellar DNA Contribute to Genome Structure and Evolution in Plants. *Int J Mol Sci*. 2020. V.21(3). 707. doi: 10.3390/ijms21030707
73. Zhang S, Wang J, He W et al. Variation in mitogenome structural conformation in wild and cultivated lineages of sorghum corresponds with domestication history and plastome evolution. *BMC Plant Biol*. 2023. V.23(1). 91. doi: 10.1186/s12870-023-04104-2
74. Zhang Y, Guo X, Ma R et al. Assembly and analysis of the complete mitochondrial genome of *Prunus davidiana* (Rosaceae). *Front Plant Sci*. 2025. V.16. 1558619. doi: 10.3389/fpls.2025.1558619