



Title	オルガネラDNA分解の多様化と植物の成長戦略
Author(s)	高見, 常明; 坂本, 亘
Citation	低温科学, 83, 157-163
Issue Date	2025-03-29
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.157
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/94809
Type	departmental bulletin paper
File Information	15_p157-163_LT83.pdf



オルガネラ DNA 分解の多様化と植物の成長戦略

高見 常明¹⁾, 坂本 亘¹⁾

2024 年 12 月 19 日受付, 2025 年 1 月 7 日受理

細胞内共生により生じたミトコンドリアとプラスチドは独自のDNA（オルガネラDNA）を保持している。これまでにモデル植物であるシロイヌナズナを用いた研究から、このオルガネラDNAはプラスチドとミトコンドリアに共局在するエキソヌクレアーゼDPD1により成熟花粉や老化葉といった組織特異的に分解されることが明らかとなっている。このオルガネラDNAの分解産物が回収され、リン酸など養分の利用効率向上に寄与する機構が提唱されている。加えて母性遺伝にも関与していることが明らかとなっている。DPD1ホモログは種子植物に広く保存されており、イネにおいてもシロイヌナズナと同様に花粉中のオルガネラDNA分解を担っていることが明らかとなっている。本稿ではオルガネラエキソヌクレアーゼDPD1の機能とその生理的意義について議論する。

Diversification of organelle DNA degradation and its benefit for plant

Tsuneaki Takami¹, Wataru Sakamoto¹

Mitochondria and plastids, originating from endosymbiotic events, retain their own DNA (organelle DNA). DPD1, Mg²⁺-dependent organelle exonuclease targeted to plastids and mitochondria, is involved in the tissue-specific organelle DNA (orgDNA) degradation and has an important role for the nutrient salvage mechanism in Arabidopsis. DPD1 homologues are well conserved in flowering plants. The function of DPD1 in rice is also investigated. OsDPD1 degrades orgDNA during pollen maturation. In addition, tobacco DPD1 degrades orgDNA during pollen maturation, which contributes to maternal inheritance. Furthermore, DPD1 homologues are fused to MutS, DNA repair enzyme, in moss plants. In this review, we will discuss the diversification of DPD1 exonuclease.

キーワード：オルガネラDNA, エキソヌクレアーゼ, 母性遺伝
Organelle DNA, Exonuclease, Maternal inheritance

1. 葉緑体の起源とそのDNAについて

細胞のエネルギー転換反応に関わる細胞小器官（オルガネラ）であるミトコンドリアは約15億年以上前に原核生物に好気性細菌が、藻類と植物に特異的な葉緑体（プラスチド）は約12億年前にミトコンドリアを持つ真核生物に酸素

発生型光合成細菌が取り込まれたことにより獲得されたと考えられている。1960年代にこれらのオルガネラに遺伝物質であるDNAがあることがわかり、核の染色体DNAと区別するためにオルガネラDNA、細胞質DNAなどと呼ばれるようになった。その後、オルガネラDNAのゲノム配列や遺伝子発現のしくみも明らかとなり、ミトコンド

連絡先
高見 常明
岡山大学 資源植物科学研究所 光環境適応研究グループ
〒710-0046 岡山県倉敷市中央 2-20-1
Tel: 086-434-1226
Email: takami18@cc.okayama-u.ac.jp

1) 岡山大学 資源植物科学研究所 光環境適応研究グループ
Institute of Plant Science and Resources, Okayama University,
Kurashiki, Japan

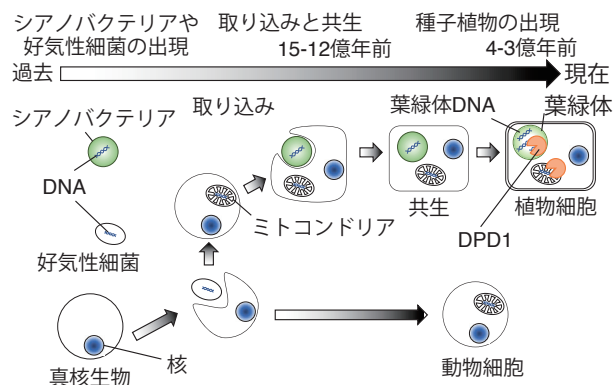


図1：細胞内共生によるオルガネラの獲得とオルガネラエキソヌクレアーゼDPD1の出現(坂本, 高見 2019より改変).

リアと葉緑体がそれぞれ α プロテオバクテリア (好気性細菌) とシアノバクテリア (酸素発生型光合成細菌) の共生に由来して進化したという, 「細胞内共生説」を支持する強力な状況証拠が得られている (図1, Dyll et al. 2004).

葉緑体ゲノムには, 100個ほどの遺伝子があり転写・翻訳され, タンパク質合成をする. しかし, 葉緑体を構成するタンパク質は3000以上あり, 残りのタンパク質を作る遺伝子は, 共生進化の過程ですべて染色体DNAに移行しており, 一部を核ゲノムの遺伝子として発現させることで, 細胞と協調して葉緑体の機能が分化するようになった (Kleine et al. 2009). もう1つ葉緑体DNAの特徴的な性質として, 核と比べてかなり小さいゲノムサイズ (約150 キロ塩基対) であるのに対し, 細胞当たりのゲノムコピー数が非常に多いことが知られている (Sakamoto et al. 2008, Liere and Börner 2013). シロイヌナズナ成熟葉の葉肉細胞では, 細胞に80-120個の葉緑体が存在し, コピー数は1000コピー以上になる (Sakamoto and Takami 2018). つまり, 葉緑体は遺伝子数が圧倒的に少ないのとは対照的に, 量が多く, 全DNA量の30%以上を占めることになる. また, 器官や組織, 発生段階でプラスチドDNAを定量すると, 細胞当たりのコピー数が変動している (Zoschke et al. 2007). 本稿では, 細胞内共生によって生じた葉緑体とそのDNAの分解と存在意義について, これまでの知見を紹介しながら, 植物のオルガネラDNA分解と成長戦略について議論する.

2. DPD1の発見とオルガネラDNA分解の生理的意義

ミトコンドリアや葉緑体 (もしくはプラスチド) は植物のほぼ全ての組織に存在しているオルガネラである. オルガネラDNAの観察は固定した組織の薄切片をDAPIなどのDNA特異的蛍光色素で染色することで行うことができる (Kuroiwa 2010). 検出されたオルガネラDNAは顆粒状の形態で観察され, 核様体と呼ばれる. これまでに発生の進んだ成熟葉や花粉ではこの方法によりオルガネラDNAがほとんど観察されない例が報告され (Rowan 2004), オルガネラDNAが何らかの理由で組織特異的に分解されることがBendichらにより提唱されていた (Oldenburg and Bendich 2015). ところが, これらの分解現象は最近の定量的PCRを使った実験系により詳細に解析されるまでは懐疑的に解釈されていたので, 葉緑体やミトコンドリアのDNAが分解されるかどうかについては研究者の間で意見が対立していた (Golczyk et al. 2014, Oldenburg et al. 2014).

筆者の所属する研究室では, この疑問に明確な答えを得るため, アブラナ科のモデル植物であるシロイヌナズナの花粉を用いた以下のフォワード遺伝学の解析を試みた. 多くの被子植物の花粉は, 成熟するとオルガネラDNAが蛍光色素で検出できなくなるので (Zhang et al. 2003), シロイヌナズナを突然変異処理したM1集団の花粉をDNA特異的蛍光色素で染色し観察することで, 花粉のオルガネラDNAが残存している突然変異体を単離した (Matsushima et al. 2011). 突然変異の原因を調べたところ, Defective in Pollen organelle DNA Degradation1 (DPD1) と名付けたDNA分解酵素の機能欠損が起こると, 花粉の成熟過程においてオルガネラDNAが分解されないことがわかった (図2 A, Matsushima et al. 2011).

花粉のオルガネラDNAが分解されないことから推察できるように, DPD1遺伝子は花粉で強く発現しており, そのタンパク質のN末端側にはプラスチドとミトコンドリアの両方への移行シグナル配列があり, 共局在することが確認されている. DPD1のエキソヌクレアーゼとしての活性を組換えタンパク質を精製して評価すると, DNA特異的にその3'末端を認識して連続的に分解する Mg^{2+} 依存性のエキソヌクレアーゼ活性を持つこともわかった (Matsushima et al. 2011, Takami et al. 2018).

DPD1の同定により, オルガネラDNAは積極的に分解されるという現象が明確に示されたが, オルガネラDNAが分解される生理的意義については不明であった. そこで筆者らは, まず花粉でのオルガネラDNA分解が母性遺

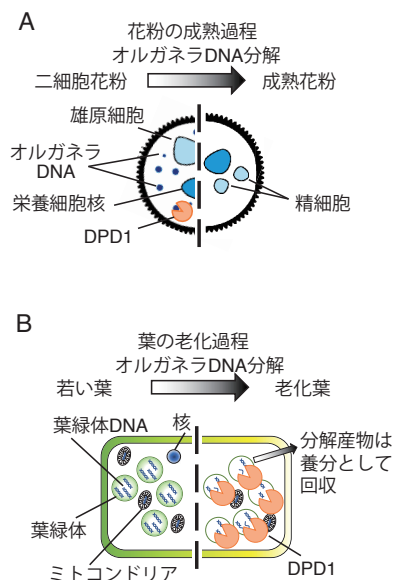


図2：A) 花粉の成熟過程におけるDPD1によるオルガネラDNA分解。B) 葉の老化過程におけるDPD1による葉緑体DNA分解。

伝を保証するメカニズムであるのではないかと仮説を立て、その検証を試みた。多くの被子植物においてオルガネラDNAは受精時に雌側から遺伝する(母性遺伝)する(林ら 2006, Hagemann and Schröder 1989)。雄側である花粉のオルガネラDNAを消失させるDPD1は、母性遺伝の一つの要因として考えることが可能である。多くの被子植物ではプラスチドは花粉成熟過程で精細胞が形成される非対称分裂の際に除外されるので、雌側から遺伝する種がほとんどである。またミトコンドリアは精細胞にも存在するが最終的に雌側から遺伝する(Matsushima et al. 2008)。オルガネラDNAを分解できない*dpd1*変異体では雄由来のオルガネラDNAが遺伝するのではないかと考え、*dpd1*変異体を父親株としてF1後代のミトコンドリアDNAの遺伝を300個体調べたが、父親由来のミトコンドリアDNAは確認できなかった(Matsushima et al. 2011)。

さらに花粉活性、花粉の発芽などにオルガネラDNA分解が寄与するかを調べたが、野生株と比較して変異株で有意な差は認められなかった。以上の結果を踏まえて花粉以外でのオルガネラDNA分解の生理的意義について検証を行った。まずDPD1遺伝子の発現パターンを公共データベースであるGENEVESTIGATOR (<https://genevestigator.com/>)を用いて精査したところ、花粉のみならず老化葉でも強く発現していることがわかった(Tang and Sakamoto 2011)。そこで葉組織におけるオルガネラDNA分解の生理

的意義の解明を目指し研究を行った。実際に、DPD1遺伝子は葉の老化過程で誘導されるとともにオルガネラDNA、特に葉緑体DNAの分解に関わっていることが証明された(図2 B)。また、野生型の老化葉では葉緑体にコードされている遺伝子の発現が低下するが、*dpd1*変異体ではこの発現低下が遅延してステイグリーン表現型を示し、野生型と比べ光合成活性も維持されるようになった。しかしながら、*dpd1*変異体をリン欠乏条件下で栽培すると、葉の褐変、地上部重量及び種子量の低下など典型的なリン欠乏症状を示した。さらにリン欠乏応答性遺伝子群の発現が抑制されており、下部組織からの上部組織へのリンの移動が制限されていた(Takami et al. 2018)。つまり、DPD1により分解される分解産物がリン栄養の供給、もしくはリン欠乏応答の活性化に関与する可能性が示された。これらの結果に基づき、筆者らは葉緑体DNAが遺伝情報であるとともにリン貯蔵にもはたらくという、リザーバーモデルを提唱している(Sakamoto and Takami 2024)。

3. 種子植物におけるDPD1機能の考察

シロイヌナズナDPD1配列を用いてphytozome (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>)などのデータベースでBLAST検索を行うと多くの植物種でDPD1ホモログが保存されていることがわかる。後述のようにほとんどの陸上植物にみられるが藻類には存在しない。2コピー以上持つ植物も多く、シロイヌナズナが例外的に1コピーのようである。これらのDPD1は植物間で同じ組織特異性(花粉、老化葉)と機能を有するのだろうか。イネの場合では*OsDPD1*遺伝子と*OsDPD1 like*遺伝子の2コピーが存在している(Islam et al. 2024)。これら2つの遺伝子の発現パターンを実際に調べてみると、*OsDPD1*遺伝子はシロイヌナズナ同様に花粉や老化葉で発現しており、*OsDPD1 like*遺伝子の発現は*OsDPD1*遺伝子に比べ非常に低く偽遺伝子の可能性が考えられた。加えてイネの遺伝子発現データベースであるRiceXPro (<https://ricexpro.dna.affrc.go.jp/>)で確認すると*OsDPD1 like*遺伝子の発現はどのサンプルにおいても*OsDPD1*遺伝子よりも低いものであった。CRISPR-Cas9によりイネが持つ2つのDPD1遺伝子(*OsDPD1*と*OsDPD1 like*)が同時に破壊されたイネDPD1破壊株を作製して表現型解析したところ、シロイヌナズナと同様に花粉成熟過程でオルガネラDNA分解に関与していることが明らかとなった。一方で、葉の老化過程ではイネDPD1の欠損によるオルガネラDNA分解への顕著な影響は確認できなかった。加えて、リン欠乏に対する応答性をRNA-seqにより調べたところ、シロイヌナ

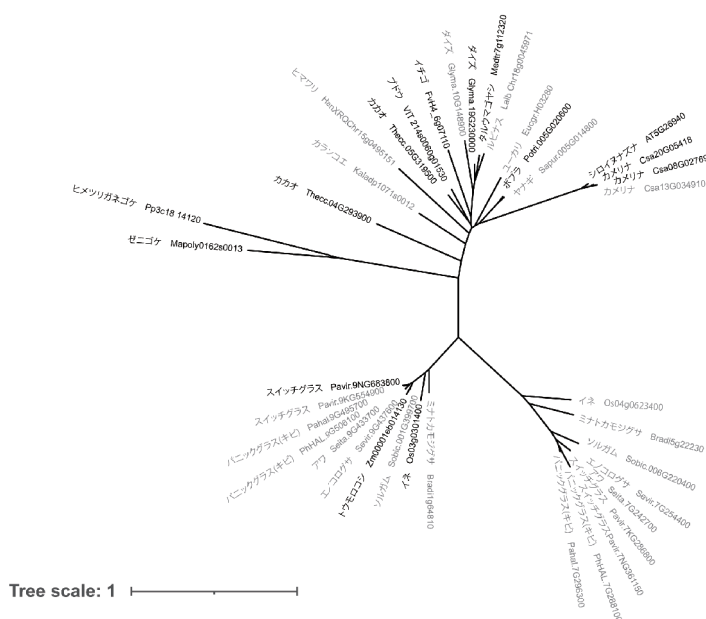


図3：DPD1ホモログの系統樹。灰色で示されているDPD1は遺伝子発現が公共データベースで確認ができないもしくはパラログと比較して著しく発現が低いもの。

ズナ*dpd1*変異体で見られたリン欠乏応答遺伝子群の発現低下についてはイネ*DPD1*破壊株ではみられなかった。農業形質を調べたところイネ野生株とイネ*DPD1*破壊株の間で大きな差はなかったが、種子量についてはイネ野生株と比べ顕著な低下が見られた。シロイヌナズナでは花粉の発芽にはオルガネラDNA分解の影響は観察されなかったが、イネでは花粉の発芽や花粉管伸長などに影響を及ぼしていることが考えられる (Islam et al. 2024)。

また木本植物のポプラ (*Populus alba*) を調べたところDPD1ホモログを持っており、その遺伝子発現は春（新緑期）から秋（落葉期）にかけて増加しており、オルガネラDNA量の減少とも良い相関が確認されている (Takami et al. 2018)。

最近になりタバコの*DPD1*破壊株に関する報告があり、タバコでは2コピー存在する*DPD1*遺伝子 (*NiDPD1S*及び*NiDPD1T*) を破壊すると、花粉においてオルガネラDNAが分解されず、加えて父性側から葉緑体DNAが遺伝する割合が著しく上昇することが示された。タバコやシロイヌナズナではプラスチドDNAは母性遺伝するが、低頻度 (10^{-5} 程度) で父親のDNAが遺伝することが報告されている (Azhagiri and Maliga 2007, Ruf et al. 2007, Svab and Maliga 2007)。タバコ*DPD1*破壊株では、paternal leakageと呼ばれるこの父性遺伝の頻度が100倍程度上昇していた。また興味深いことに、*dpd1*変異だけでなく、花粉親の個体が低

温にさらされることでpaternal leakageの頻度がさらに高くなることも報告している。低温はDPD1の分解活性を低下させる可能性に加え、花粉母細胞の体細胞分裂を経て精細胞が分化する際におこるプラスチドの排除も抑制する可能性が示されている (Chung et al. 2023)。

タバコDPD1の研究から父親側のプラスチドDNAが保持されることが遺伝様式に重要であることが示された。また、ミトコンドリアDNAが父性遺伝することが知られているキュウリもDPD1ホモログ (*CsDPD1*) を保持している。*CsDPD1*遺伝子は花粉で発現しており、シロイヌナズナと同様にオルガネラDNA分解を担っている (Shen et al. 2015)。しかしながらキュウリの精細胞ではミトコンドリアDNAは分解されずに維持されることからキュウリの精細胞ではミトコンドリアDNAを*CsDPD1*から保護する機構が存在していると考えられる。以上のように父性遺伝にはオルガネラDNAが維持されていることが重要であると考えられる。

4. DPD1は陸上植物に普遍的に存在するか？

前述にあるようにDPD1ホモログは広く植物種に存在していることがわかる。そこで改めてゲノミクス、トランスクリプトームなどの公共のデータベースから得られる情報を用いてDPD1ホモログの系統樹を作成した (図3)。

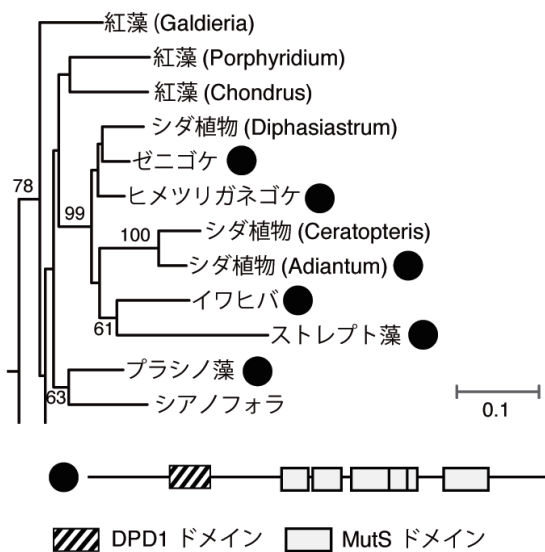


図4：MutSホモログの系統樹(Sloan et al. 2024より一部抜粋・改変)。N末にDPD1を持つ植物については●で示している。

図3の系統樹に使用したDPD1ホモログはphytozomeを用いて取得し、さらにTargetP 2.0 (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/TargetP-2.0/>)により葉緑体もしくはミトコンドリアへの移行シグナルを持つと予測されたDPD1ホモログを選抜した。また、これまでに報告されているDPD1ホモログは組織特異的に発現し機能していることから、eFP browser (<https://bar.utoronto.ca/>)などで遺伝子発現解析情報が公開されている植物種のDPD1ホモログに着目して系統樹を作成した。老化葉や花粉などで発現があるDPD1ホモログについては黒、発現がないものは灰色で表示している。

DPD1ホモログは大きく分けてコケ植物、双子葉類と単子葉類のクレードを形成していることがわかる。加えて、単子葉類では老化葉や花粉などで発現が確認できるクレードと発現がみられないクレードに分けられ、機能していると考えられるDPD1とイネの*OsDPD1-like*のように偽遺伝子として存在していると考えられるものに区別された。

DPD1発見当初、著者らはコケ植物やシダ植物にはDPD1は存在していないのではないかと考えていた。しかし、Sloanらによるコケ植物から種子植物にかかるDNA修復に関わるMutSの系統解析から、DPD1がゼニゴケやヒメツリガネゴケのMutSとの融合タンパク質として存在していることが示された(図4, Sloan et al. 2024)。ヒメツリガネゴ

ケやゼニゴケの遺伝子発現データベース(ヒメツリガネゴケ：https://peatmoss.plantcode.cup.uni-freiburg.de/expression_viewer/input, ゼニゴケ：<https://mbex.marchantia.info/>)を用いて発現パターンを調べると雄性配偶体側である胞子や造精器で発現していることがわかる。

以上のように植物種によって生活環や生殖様式が異なる点もあり、ひとくくりにするのは難しい点もあるが、シロイヌナズナ、イネ、タバコ、キュウリ、ポプラで調べられてきた結果からも植物においてDPD1は共通の役割として組織特異的にオルガネラDNA分解を行なっていると考えられる。一方で、シロイヌナズナ、イネ、タバコの研究からステイググリーン表現型やリン欠応答性、母性遺伝などオルガネラDNA分解に関連した表現型には種間差があると考えられる。

5. まとめ

DPD1はInterProによる分類ではThree-prime repair exonuclease 1/2 (IPR040393)に分類され、このタンパク質ファミリーには哺乳類が持つゲノムDNA分解を介して自己免疫疾患に関わるTREX1 (Lehtinen et al., 2008)や大腸菌のDNAポリメラーゼIII複合体の校正機能を担うDnaQサブユニットなどが含まれている (Scheuermann and Echols 1984)。このDnaQサブユニットはDNAポリメラーゼIIIの配列内にドメインとして存在していたが、進化の過程でグラム陰性菌が出現した時に分離してきたと考えられている (Huang, Y. et al. 1997)。DPD1は細胞内共生によりミトコンドリアや葉緑体を獲得し陸上植物が出現した時にはMutSとの融合タンパク質として存在しており、データベースを用いた解析からも生殖細胞で強く発現していることから、おそらく母性遺伝に関わる因子として機能してきたと考えられる。その後に種子植物へと進化した際にはMutSの内部配列から切り離され、DPD1は新たに花粉でのオルガネラDNA分解だけでなく葉組織でのオルガネラDNA分解も行うようになり、過剰に存在しているオルガネラDNAを養分として再利用し、植物の栄養成長から生殖成長までを支える役割を得たのではないだろうか。

謝辞

本稿で紹介した研究の一部は科研費(23H04959, 24K02044)の助成を受けて実施されたものです。

参考文献

- Azhagiri, A.K. and Maliga, P. (2007) Exceptional Paternal Inheritance of Plastids in Arabidopsis Suggests that Low-frequency Leakage of Plastids via Pollen may be Universal in Plants. *Plant J.* 52: 817–823.
- Chung, K.P., Gonzalez-Duran, E., Ruf, S. et al. (2023) Control of Plastid Inheritance by Environmental and Genetic Factors. *Nat. Plants.* 9, 68–80.
- Dyall, S.D., Brown, M.T. and Johnson, P.J. (2004) Ancient Invasions: from Endosymbionts to Organelles. *Science.* 304: 253–257.
- Golczyk, H., Greiner, S., Wanner, G., Weihe, A., Bock, R., Börner, T. and Herrmann, R.G. (2014) Chloroplast DNA in Mature and Senescing Leaves: A Reappraisal. *Plant Cell.* 26: 847–854.
- Hagemann, R. and Schröder, M.-B. (1989) The Cytological Basis of the Plastid Inheritance in Angiosperms. *Protoplasma.* 152: 57–64.
- 林純一, 杉山康雄, 坂本亘, 田中寛, 正木春彦. (2006) 二層膜オルガネラの遺伝学, 蛋白質核酸酵素特集号, 共立出版.
- Huang, Y., Braithwaite, D.K. and Ito, J. (1997) Evolution of DnaQ, the Gene Encoding the Editing 3' to 5' Exonuclease Subunit of DNA Polymerase III Holoenzyme in Gram-negative Bacteria. *FEBS Lett.* 400:94–8.
- Islam M.F., Yamatani, H., Takami, T., Kusaba, M., Sakamoto, W. (2024) Characterization of Organelle DNA Degradation Mediated by DPD1 Exonuclease in the Rice Genome-edited Line. *Plant Mol. Biol.* 114:71.
- Kleine, T., Maier, U.G. and Leister, D. (2009) DNA Transfer from Organelles to the Nucleus: the Idiosyncratic Genetics of Endosymbiosis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60: 115–138.
- Kuroiwa, T. (2010) Review of Cytological Studies on Cellular and Molecular Mechanisms Of Uniparental (Maternal Or Paternal) Inheritance of Plastid and Mitochondrial Genomes Induced by Active Digestion of Organelle Nuclei (nucleoids). *J. Plant Res.* 123: 207–230.
- Lehtinen, D.A., Harvey, S., Mulcahy, M.J., Hollis, T., and Perrino, F. W. (2008) The TREX1 Double-stranded DNA Degradation Activity is Defective in Dominant Mutations Associated with Autoimmune Disease. *J. Biol. Chem.* 283: 31649–31656.
- Liere, K. and Börner, T. (2013) Development-Dependent Changes in the Amount and Structural Organization of Plastid DNA. In: Biswal, B., Krupinska, K., Biswal, U. (eds) *Plastid Development in Leaves during Growth and Senescence. Advances in Photosynthesis and Respiration*, vol 36.
- Matsushima, R., Hamamura, Y., Higashiyama, T., Arimura, S., Sodmergen, Tsutsumi, N. and Sakamoto W. (2008) Mitochondrial dynamics in Plant Male Gametophyte Visualized by Fluorescent Live Imaging. *Plant Cell Physiol.* 49: 1074–1083.
- Matsushima, R., Tang, L.Y., Zhang, L., Yamada, H., Twell, D. and Sakamoto, W. (2011) A Conserved, Mg²⁺-Dependent Exonuclease Degrades Organelle DNA during Arabidopsis Pollen Development. *Plant Cell.* 23: 1608–1624.
- Oldenburg, D.J., Rowan, B.A., Kumar, R.A. and Bendich, A.J. (2014) On the Fate of Plastid DNA Molecules during Leaf Development: Response to the Golczyk et al. Commentary. *Plant Cell.* 26: 855–861
- Oldenburg, D.J. and Bendich, A.J. (2015) DNA Maintenance in Plastids and Mitochondria of Plants. *Front. Plant Sci.* 29: 883.
- Rowan, B.A., Oldenburg, D.J. and Bendich A.J. (2004) The Demise of Chloroplast DNA in Arabidopsis. *Curr Genet.* 46: 176–181.
- Ruf, S., Karcher, D. and Bock, R. (2007) Determining the Transgene Containment Level Provided by Chloroplast Transformation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 6998–7002.
- Sakamoto, W., Miyagishima, S.Y. and Jarvis, P. (2008) Chloroplast Biogenesis: Control of Plastid Development, Protein Import, Division and Inheritance. *The Arabidopsis Book.* 6:e0110.
- Sakamoto, W. and Takami, T. (2018) Chloroplast DNA Dynamics: Copy Number, Quality Control and Degradation. *Plant Cell Physiol.* 59: 1120–1127.
- 坂本亘, 高見常明. (2019) オルガネラDNAを自己分解して栄養分にする～細胞内共生から生じた種子植物の生存戦略～. *化学と生物.* 57: 478–483.
- Sakamoto, W. and Takami, T. (2024) Plastid Inheritance Revisited: Emerging Role of Organelle DNA Degradation in Angiosperms. *Plant Cell Physiol.* 65:484–492.
- Scheuermann, R.H., and Echols, H. (1984) A Separate Editing Exonuclease for DNA Replication: The Epsilon Subunit of Escherichia coli DNA Polymerase III Holoenzyme. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 81: 7747–7751.
- Shen, J., Zhao, J., Bartoszewski, G., Malepszy, S., Havey, M. and Chen, J. (2015) Persistence and Protection of

- Mitochondrial DNA in the Generative Cell of Cucumber is Consistent with its Paternal Transmission. *Plant Cell Physiol.* 56:2271-82.
- Sloan, D.B., Broz, A.K., Kuster, S.A., Muthye, V., Peñafiel-Ayala, A., Marron, J.R., et al. (2024) Expansion of the MutS Gene Family in Plants. *bioRxiv* [Preprint]. 2024.07.17.603841.
- Svab, Z. and Maliga, P. (2007) Exceptional Transmission of Plastids and Mitochondria from the Transplastomic Pollen Parent and its Impact on Transgene Containment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 7003–7008.
- Takami, T., Ohnishi, N., Kurita, Y., Iwamura, S., Ohnishi, M., Kusaba, M., et al. (2018) Organelle DNA Degradation Contributes to the Efficient Use of Phosphate in Seed Plants. *Nat. Plants.* 4: 1044-1055.
- Tang, L.Y. and Sakamoto W. (2011) Tissue-specific Organelle DNA Degradation Mediated by DPD1 Exonuclease. *Plant Signal Behav.* 6: 1391-3.
- Zhang, Q., Liu, Y. and Sodmergen. (2003) Examination of the Cytoplasmic DNA in Male Reproductive Cells To Determine the Potential for Cytoplasmic Inheritance in 295 Angiosperm Species. *Plant Cell Physiol.* 44: 941-951.
- Zoschke, R., Liere, K. and Börner, T. (2007) From Seedling to Mature Plant: Arabidopsis Plastidial Genome Copy Number, RNA Accumulation and Transcription are Differentially Regulated during Leaf Development. *Plant J.* 50: 710-722.