



**ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ДНК, А ТАКЖЕ ХЛОРОПЛАСТНАЯ,  
МИТОХОНДРИАЛЬНАЯ И ЯДЕРНАЯ ТРИАДА ГЕНОМОВ РАСТЕНИЙ  
(РЕДАКТОРСКАЯ СТАТЬЯ)**

Чемерис А.В.

Институт биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра  
Российской академии наук, Уфа, Россия, E-mail: [chemeris@anrb.ru](mailto:chemeris@anrb.ru)

**Резюме**

На 2025 год приходятся две юбилейные даты в связи с секвенированием ДНК вообще и ядерных геномов растений в частности. Так, 50 лет назад был разработан относительно быстрый метод секвенирования ДНК, получивший название «плюс/минус» метод, который вскоре сменился двумя другими еще более быстрыми методами. Общим для них всех стало разделение продуктов секвенирующих реакций высоковольтным гель-электрофорезом. Спустя три десятилетия для повышения производительности секвенирования ДНК потребовалось разрабатывать уже неэлектрофоретические методы и таких появилось немало. При этом продолжается их совершенствование и разработка новых. 25 лет назад был секвенирован первый растительный (ядерный) геном сорного растения арабидопсиса *Arabidopsis thaliana*, для которого была характерна мозаичная сборка фрагментов парных хромосом. За год и за три года до этого у арабидопсиса же были секвенированы хлоропластный и митохондриальный геномы соответственно. Лишь спустя много лет для арабидопсиса был прочитан диплоидный геном с фазированной сборкой по гаплотипам и составлен ядерный пангеном, идущий на смену устаревающим референсным геномам. Однако ни панпластом, ни панмитогеном для этого модельного вида растений, коим является арабидопсис, еще не составлены. При этом геномика должна, по сути, превратиться пангеномику, в том числе опираясь на знания гаплотипов, поскольку концепция референсного генома уже себя изжила и его можно образно сравнить с одиноким уличным фонарем, освещающим лишь небольшое пространство, дальше которого не видно ни зги, тогда как пангеном несет в себе информацию о пуле генов, характерном для конкретного вида. Фактически растительной клеткой управляет триада геномов из ядерного, митохондриального и хлоропластного и их все необходимо секвенировать, в том числе принимая во внимание внутривидовой полиморфизм ДНК.

**Ключевые слова:** ДНК, секвенирование, геном, референсный геном, квазигеном, пангеном, супер-пангеном, гипер-пангеном, T2T геном, диплоидный геном, фазированный геном, гаплотипированный геном, панпластом, пан-митогеном, триада геномов растений

**Цитирование:** Чемерис А.В. Юбилейные даты секвенирования ДНК, а также хлоропластная, митохондриальная и ядерная триада геномов растений (редакторская статья) // *Biomics*. 2025. Т.17(1). С.1 - 7. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-1

© Автор

**DNA SEQUENCING ANNIVERSARIES AS WELL AS THE CHLOROPLAST,  
MITOCHONDRIAL, AND NUCLEAR TRIAD OF PLANT GENOMES  
(EDITORIAL)**

A.V. Chemeris

Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa Federal Research Center,  
Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia, E-mail: [chemeris@anrb.ru](mailto:chemeris@anrb.ru)

### Resume

The year 2025 marks two anniversaries in connection with DNA sequencing in general and plant genomes in particular. So, 50 years ago, a relatively fast DNA sequencing method was developed, called the "plus/minus" method, which was soon replaced by two other even faster methods. The separation of sequencing reaction products by high-voltage gel electrophoresis became common to them all. Three decades later, non-electrophoretic methods had to be developed to increase the productivity of DNA sequencing, and many such methods appeared. At the same time, their improvement continues and new ones are being developed. 25 years ago, the first plant (nuclear) genome of the model plant *Arabidopsis thaliana* was sequenced, which was characterized by a mosaic assembly of paired chromosome fragments. The chloroplast and mitochondrial genomes of *Arabidopsis* were sequenced one year and three years earlier, respectively. It was only many years later that a diploid genome with phased haplotype assembly was sequenced for *Arabidopsis* and a nuclear pangenome was composed which must replace the obsolescent reference genomes. At the same time, neither the panplastome nor the panmitogenome for this model plant species, which is *Arabidopsis*, has yet been composed. However genomics should, in fact, turn into pangenomics, including relying on knowledge of haplotypes, since the concept of the reference genome has already outlived itself and it can be metaphorically compared to a single street lamp illuminating only a small space around beyond which nothing is visible, whereas the pangenome carries information about the full pool of genes characteristic of for a specific type. Really, a plant cell is controlled by a triad of nuclear, mitochondrial, and chloroplast genomes, and they all need to be sequenced, including taking into account intraspecific DNA polymorphism.

**Keywords:** DNA, sequencing, genome, reference genome, quasi-genome, pangenome, super-pangenome, T2T genome, diploid genome, phased genome, haplotype-resolved genome, pan-plastome, pan-mitogenome, plant genomic triad

**Citation:** Chemeris A.V. DNA sequencing anniversaries as well as the chloroplast, mitochondrial, and nuclear triad of plant genomes (editorial). *Biomcs*. 2025. V.17(1). P. 1 – 7. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-1 (In Russian)

### © The Author

В 1975 г. появился первый быстрый способ секвенирования ДНК, названный «плюс/минус» метод, разработанный Ф.Сэнгером. Его быстрота обеспечивалась использованием для разделения радиоактивно-меченных фрагментов ДНК, отличающихся на один нуклеотид, высоковольтного электрофореза в полиакриламидном геле в денатурирующих условиях. Спустя пару лет в 1977 г. были разработаны два еще более быстрых метода, основанных соответственно на ферментативном построении новых цепей ДНК с дидезокситерминаторами и на химическом расщеплении существующих цепей ДНК. Автором первого был все тот же Сэнгер, получивший впоследствии за него свою вторую Нобелевскую премию. За разработку второго метода Нобелевскую премию получил В.Гильберт в тот же год, что и Сэнгер. Абсолютно оправданным оказалось тогда решение Нобелевского комитета, учитывая какую важную роль сыграло и продолжает играть определение последовательности нуклеотидов отдельных участков ДНК, а теперь и полных геномов, в том числе высших организмов и растений в частности. Оба метода стали именными – метод Сэнгера и метод Максама-Гильберта. Последний метод на протяжении целого десятилетия, можно сказать, был основным, но затем сдал свои позиции и уже методом Сэнгера были секвенированы два

первых черновых генома человека, но при этом пришлось понимание, что нужны принципиально иные методы секвенирования. И главным образом не использующие гель-электрофорез, ввиду того что такой способ разделения фрагментов ДНК достиг своего «потолка» разрешающих возможностей. И именно отказ от него способствовал появлению целого ряда методов секвенирования ДНК новых поколений, но их разработка началась (преимущественно) уже в нынешнем столетии.

В конце XX-го века нами опубликована книга «Секвенирование ДНК» [Чемерис и др. (Chemeris et al.), 1999] и на тот момент был секвенирован единственный геном эукариотического организма, которым явились дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* [Goffeau et al., 1996]. Спустя год стал известен первый растительный ядерный геном<sup>1</sup> сорняка *Arabidopsis thaliana*, имеющий небольшой размер в 125 млн.п.н. [Arabidopsis Genome Initiative, 2000]. За год и за три года до этого у арабидопсиса же были секвенированы

<sup>1</sup> здесь и далее, в том числе применительно ко всем геномам растений (ядерным, митохондриальным, хлоропластным) будут подразумеваться их полногеномные версии с указанием в отдельных случаях для ядерных геномов уровней их сборки

хлоропластный и митохондриальный<sup>2</sup> геномы соответственно [Sato et al., 1999; Unsel et al., 1997].

Следующих сразу двух растительных ядерных геномов риса разных подвидов *Oryza sativa* ssp. *japonica* и ssp. *indica* пришлось ждать еще около полутора лет [Goff et al., 2002; Yu et al., 2002] и они также были невелики – около 390 млн.п.н. Третьим и четвертым видами растений с секвенированными геномами стали тополь *Populus trichocarpa* [Tuscan et al., 2006] и виноград *Vitis vinifera* [Jaillon et al., 2007]. Все они были секвенированы методом Сэнгера и стали восприниматься как референсные. Первым растительным геномом, секвенированным преимущественно с помощью методов новых поколений или NGS, также ставший референсным геномом, стал огурец *Cucumis sativus* [Huang et al., 2009].

Бурное развитие технологий секвенирования новых поколений, рассмотренное коллегами ранее [Зубов и др. (Zubov et al.), 2021], привело к тому, что секвенированные геномы растений «посыпались как из рога изобилия», причем их размеры уже измерялись миллиардами п.н. К настоящему времени самый крупный геном размером около 31 млрд.п.н. секвенирован у сосны *Pinus lambertiana* [Stevens et al., 2016]. Достигнуты также сборки на уровне хромосом и даже в формате T2T (telomere-to-telomere), в том числе gapless или gap-free, включающие не только теломерные, но и центромерные участки, трудные не столько для прочтения, как для сборки.

Другим этапом развития геномики растений стало составление пангеномов, поскольку пришло понимание, что один референсный геном вида отнюдь не отражает всего многообразия полиморфизма ДНК исследуемого объекта. Впервые концепция пангенома растений была предложена в 2007 г. при анализе частично секвенированных геномов кукурузы, позволившим выявить значительные различия между инбредными линиями Mo17 и B73 [Morgante et al., 2007]. Вслед за пангеномом вида появился супер-пангеном, отражающий уже геномное многообразие на уровне рода [Khan et al., 2020]. На самом деле этот термин был предложен в 2020 г., но фактически первый супер-пангеном появился еще раньше, но назван так не был. Пангеномы, собранные для группы видов из одного семейства, принадлежащие разным родам, возможно, стоит обозначать уже как гипер-пангеномы. И такие уже есть – например, для ряда видов одного семейства на основе 12 представителей из рода *Musa* и трех представителей рода *Ensete* был составлен первый гипер-пангеном, который был назван авторами как ‘cross-genus pangenome’ [Rijzaani et al., 2022].

Подсчитано, что за период между 2000 и 2020 гг. секвенированы 1031 ядерный геном у 788 видов растений [Sun et al., 2022]. В другом недавнем обзоре этих авторов приводятся сведения, что по состоянию на осень 2023 г. стали известны уже 3517 ядерных геномов для 1575 видов растений [Xie et al., 2024]. Ими создана база данных 3N (Plants Genomes Technologies) <http://ibi.zju.edu.cn/N3database/index.php>, где в релизе 3.0 приведены схожие данные. В другой статье по состоянию на январь 2024 г. сообщается, что секвенированы 4604 ядерных генома у 1482 растений [Bernal-Gallardo, de Folter, 2024]. Некоторые расхождения в числах в этих статьях не столь принципиальны<sup>3</sup> и главное, что идет огромный рост количества секвенированных ядерных геномов, причем с заметным ускорением. Вполне можно допустить, что на начало 2025 г. число секвенированных ядерных геномов растений составляет уже более 5 тысяч, а число видов, у которых они секвенированы вполне могло подобраться к двум тысячам.

Но у растений, помимо ядра, ДНК содержится также в митохондриях и в хлоропластах, и организацию этого биополимера в них также называют геномом, хотя имеются и более конкретные названия – митогеном и пластом соответственно. При этом количества секвенированных геномов этих органелл различаются разительно. Так, по некоторым оценкам пласты секвенированы у более чем 13 тысяч видов, тогда как митогеномы у менее чем 700 видов, что приблизительно в 20 раз меньше. Что касается пангеномов всех этих растительных геномов, то они составлены для полутора сотен ядерных, формально приблизительно для такого же количества хлоропластных геномов и лишь для двух десятков митогеномов. Безусловно, ядерные геномы и ядерные пангеномы представляют наибольший интерес во всех смыслах, но и про прочие растительные геномы забывать не следует, хотя бы, потому что исследования их нуклеотидных последовательностей служат удобным инструментом для филогенетических построений, поскольку большей частью наследуются матричейно. При этом крайне важно знать внутривидовой полиморфизм их ДНК. К тому же растительной клеткой фактически управляет некий триумвират геномов или иначе их триада.

Подавляющее большинство секвенированных ядерных геномов, да и ядерных пангеномов вкуче с супер-пангеномами и гипер-пангеномами представляют собой мозаичную сборку родительских парных хромосом и таковые правильнее считать квазигапloidными геномами, либо квазигеномами

<sup>2</sup> также ставший первым для растений

<sup>3</sup> к тому же между написанием и публикацией этих статей прошло несколько месяцев

или иначе композитными консенсусными геномами. Их главный недостаток заключается в том, что происходит объединение отдельных участков ДНК, принадлежащих разным аллелям генов из парных родительских хромосом, и если те несут несинонимичные замены нуклеотидов, то это может приводить к аминокислотным заменам и, соответственно к «неправильным» белкам с несколькими отличающимися от настоящих свойствами, в том числе возможно с чуть иными каталитическими функциями. Таким образом, связь квазигенома с фенотипом далеко не явная, поскольку только полный набор хромосом определяет габитус организма и его функциональное состояние. При этом, конечно, нельзя забывать и об эпигенетических особенностях, но они, по сути, вторичны и не константны, и им не будет уделено внимания в данном тематическом номере журнала, хотя уже опубликована статья, посвященная метилому маниока *Manihot esculenta*, учитывающему метилирование цитозинов в геноме этого вида с фазированной сборкой гаплотипов [Zhong et al., 2023], что фактически является наиболее полным представлением подобных данных и это, безусловно, новый уровень геномных знаний.

Собирать два гаплоидных генома любого высшего организма, включая растения, в виде гаплотипов из черновых данных, получаемых при полногеномном секвенировании, является гораздо более трудной задачей ввиду сильной схожести парных родительских хромосом, а также из-за технологических ограничений при секвенировании ДНК, позволяющих в виде отдельных ридов читать рассчитанными на массивный параллелизм методами лишь довольно небольшие по протяженности участки, но и мономолекулярные методы, включая нанопоровое секвенирование с его ультрадлинными прочтениями, все равно не полностью решают стоящие задачи, поскольку они даже в рекордных прочтениях заметно короче многих генов с интронами. К тому же у растений широко распространена полиплоидия, в том числе среди них немало и автополиплоидов [Meyers, Levin, 2006], что еще больше затрудняет сборку гаплотипов. Тем не менее, с помощью увеличенного покрытия, дополнительных подходов в виде оптического картирования, Strand-seq, Hi-C seq методов и некоторых других ухищрений, включая секвенирование гамет, а когда возможно и трио-секвенирование, удается фазировать черновые данные и собирать отдельные гаплотипы, что уже проделано для большого числа видов растений с разной плоидностью. Причем для некоторых полиплоидных видов (нескольких тетраплоидных и одного гексаплоидного) собраны даже гаплотипы по субгеномам. Важным подспорьем в этом служат

специализированные программы сборки фазированных геномов по гаплотипам, которых уже существует около сотни.

Нет сомнений, что за секвенированием диплоидных геномов с фазированной сборкой по гаплотипам будущее, тогда как секвенирование квазигеномов имеет смысл лишь для видов, для которых эти сведения еще отсутствуют. Впрочем, даже секвенирование пангеномов должно опираться на знания диплоидных геномов этих видов растений, в том числе из одного рода или близких родов для супер-пангеномов и гипер-пангеномов, опять-таки исходя из необходимости знаний истинных последовательностей тех или иных белков. Но для этого требуется дальнейшее улучшение технологии секвенирования ДНК с прицелом на чтение гаплотипов.

В данном тематическом номере журнала *Bioinformatics*, посвященном рассмотрению некоторых аспектов исследований геномов высших растений, начиная с хронологии секвенирования полных ядерных геномов растений, уделено внимание геномам, секвенированным в формате T2T, пангеномике растений, диплоидным геномам с фазированной сборкой гаплотипов, хлоропластным геномам в виде панпластомов, пан-митогеномам растений. Не обойдена вниманием и полувековая история секвенирования ДНК, затронуты также перспективы высокопроизводительного секвенирования новых поколений. Списки цитированной литературы составили более 800 ссылок, но с учетом того, что некоторые из них повторяются в разных статьях, то число уникальных ссылок превышает 700.

С учетом важности приведенной информации фактически заглавными статьями данного номера являются работы, в которых составлен список диплоидных геномов растений с фазированной сборкой гаплотипов [Baumiev et al., 2025], а также посвященная пангеномике растений [Kuluev et al., 2025a], которые можно сказать не имеют аналогов в мировой литературе, поскольку в упомянутых выше обзорах зарубежных авторов этим вопросам уделено лишь довольно небольшое внимание. При этом в еще ряде недавно опубликованных обзоров о геномах растений (которые не имеют смысла здесь цитировать) про диплоидные фазированные геномы даже не вспоминается, что, по меньшей мере, странно.

В качестве подтверждения, что сборка диплоидных геномов важна не только для растений можно привести относительно недавние статьи о геноме человека. Так, одни авторы отметили, что больше не рассматривают сборки генома человека с 3 млрд.п.н. как современный уровень, а рассматривают два генома для каждого собранного диплоидного

генома, где родительские гаплотипы полностью фазированы, т.е. готовы принимать во внимание только 6 млрд. п.н. а не 3 млрд.п.н. [Porubsky et al., 2023]. В другой статье говорится, что знания полных геномов улучшат ассоциации генетической информации со здоровьем человека и его болезнями, и содержится предвидение, что в ближайшие 10 лет фазированная сборка T2T геномов станет рутинной [Miga, Eichler, 2023]. Эти авторы также замечают, что для этого потребуется изменение технологий секвенирования, о чем уже говорилось выше.

Однако уже сейчас составление диплоидных геномов, в том числе растений не является невозможным, свидетельством чему служат более двух сотен таких диплоидных геномов для полутора сотен видов растений. Пангеномы же становятся заменой устаревающим референсным геномам с консенсусной мозаичной сборкой, поскольку содержат гораздо больше важной информации о пуле генов, характерных для вида, рода и даже группы близких родов из одного семейства. По сути геномика идейно должна превратиться в пангеномику, даже сохранив свое прежнее название. Референсный геном любого организма можно образно сравнить с одиноким уличным фонарем, освещающим в темное время суток<sup>4</sup> лишь пространство вокруг, тогда как дальше – полная темень. Причем пангеномные подходы для растительных организмов в последнее время стали распространяться и на их хлоропластные и митохондриальные геномы, и в данном номере журнала подготовлены фактически первые обзорные статьи по этим темам [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2025; Samigullin et al., 2025].

Возвращаясь к методам секвенирования и их условным поколениям нужно заметить, что таковых с учетом неких промежуточных<sup>5</sup> поколений, можно насчитать чуть ли не с десятков. При этом все же правильнее все разнообразие доэлекторофоретических методов с их нижней производительностью считать скорее нулевым поколением. Электрофоретические методы секвенирования ДНК тогда пусть будут первым поколением. Следующим поколением (Next Generation Sequencing или NGS),

<sup>4</sup> с «темным временем суток» можно до некоторой степени также сравнить наши нынешние представления о функционировании всего генома, а точнее нескольких геномов, присущих каждому высшему организму, и у растений таковых – четыре, среди которых: два ядерных, митохондриальный и хлоропластный геномы, включая их взаимодействия.  
<sup>5</sup> тем не менее, с производимыми для них серийно и даже массово полногеномными секвенаторами - например модели SOLiD для лигазного секвенирования

точнее вторым поколением можно считать все методы полногеномного секвенирования, рассчитанные на массивный параллелизм. К третьему поколению нужно отнести нынешние мономолекулярные методы секвенирования. Возможно, стоит ждать и методов очередного четвертого поколения, которое точно будет мономолекулярным секвенированием, возможно с использованием твердотельных нанопор [Zhou et al., 2025] или каким-то иным, но над этим еще придется немало потрудиться. В любом случае очередное поколение методов секвенирования ДНК (полных геномов) должно обеспечивать максимально длинные и при этом высокоточные прочтения молекул ДНК.

### Литература

1. Зубов В.В., Чемерис Д.А., Василев Р.Г. и др. Краткая история методов высокопроизводительного секвенирования нуклеиновых кислот // *Biomics*. 2021. Т.13(1). С. 27- 46. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-4
2. Кулуев А.Р., Матниязов Р.Т., Березин А.А. и др. Пан-митогеномика // *Biomics*. 2025. Т. 17(1). С.88-102. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-7
3. Чемерис А.В., Ахунов Э.Д., Вахитов В.А. Секвенирование ДНК. М., Наука, 1999. 429 с.
4. Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* // *Nature*. 2000. V.408(6814). P.796-815. doi: 10.1038/35048692
5. Baymiev Al.Kh., Chemeris D.A., Sakhabutdinova A.R. et al. In higher plants as an example, one can see that the era of sequencing of their diploid genomes is coming // *Biomics*. 2025. V.17(1). P. 17-41. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-3
6. 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
7. Goff SA, Ricke D, Lan TH et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) // *Science*. 2002. V.296(5565). P.92-100. doi: 10.1126/science.1068275
8. Goffeau A, Barrell BG, Bussey H. et al. Life with 6000 genes. *Science*. 1996. V.274(5287). P546, 563-567. doi: 10.1126/science.274.5287.546
9. Huang S, Li R, Zhang Z, Li L. et al. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L. // *Nat Genet*. 2009. V.41(12). P.1275-1281. doi: 10.1038/ng.475
10. Jaillon O, Aury JM, Noel B. et al. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla // *Nature*. 2007. V.449(7161). P.463-467. doi: 10.1038/nature06148
11. Khan AW, Garg V, Roorkiwal M, Golicz AA, Edwards D, Varshney RK. Super-Pangenome by Integrating the Wild Side of a Species for Accelerated

- Crop Improvement // *Trends Plant Sci.* 2020. V.25(2). P.148-158. doi: 10.1016/j.tplants.2019.10.012
12. 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
13. Meyers LA, Levin DA. On the abundance of polyploids in flowering plants // *Evolution.* 2006. V.60(6). P.1198-1206.
14. Miga KH, Eichler EE. Envisioning a new era: Complete genetic information from routine, telomere-to-telomere genomes // *Am J Hum Genet.* 2023. V.110(11). P.1832-1840. doi: 10.1016/j.ajhg.2023.09.011
15. Morgante M, De Paoli E, Radovic S. Transposable elements and the plant pan-genomes // *Curr Opin Plant Biol.* 2007. V.10(2). P.149-155. doi: 10.1016/j.pbi.2007.02.001
16. Porubsky D, Vollger MR, Harvey WT et al. Gaps and complex structurally variant loci in phased genome assemblies // *Genome Res.* 2023. V.33(4). P.496-510. doi: 10.1101/gr.277334.122
17. Rijzaani H, Bayer PE, Rouard M et al. The pangenome of banana highlights differences between genera and genomes // *Plant Genome.* 2022. V.15(1). e20100. doi: 10.1002/tpg2.20100
18. 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. V.17(1). P. 77-87. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-6
19. Sato S, Nakamura Y, Kaneko T, Asamizu E, Tabata S: Complete structure of the chloroplast genome of *Arabidopsis thaliana* // *DNA Res.* 1999. V.6. P.283-290. 10.1093/dnares/6.5.283
20. Stevens K.A., Wegrzyn J.L., Zimin A. Sequence of the Sugar Pine Megagenome // *Genetics.* 2016. V.204(4). P.1613-1626. doi: 10.1534/genetics.116.193227
21. Sun Y, Shang L, Zhu QH, Fan L, Guo L. Twenty years of plant genome sequencing: achievements and challenges // *Trends Plant Sci.* 2022. V.27(4). P.391-401. doi: 10.1016/j.tplants.2021.10.006
22. Tuskan GA, Difazio S, Jansson S. et al. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) // *Science.* 2006. V.313(5793). P.1596-1604. doi: 10.1126/science.1128691
23. 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
24. Xie L, Gong X, Yang K et al. Technology-enabled great leap in deciphering plant genomes // *Nat Plants.* 2024. V.10(4). P.551-566. doi: 10.1038/s41477-024-01655-6
25. Yu J, Hu S, Wang J. et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) // *Science.* 2002. V.296(5565). P.79-92. doi: 10.1126/science.1068037
26. Zhong Z, Feng S, Mansfeld BN, Ke Y, Qi W, Lim YW, Gruissem W, Bart RS, Jacobsen SE. Haplotype-resolved DNA methylome of African cassava genome // *Plant Biotechnol J.* 2023. V.21(2). P.247-249. doi: 10.1111/pbi.13955
27. Zhou Y, Long X, Zhang Y et al. Advances and Challenges in Solid-State Nanopores for DNA Sequencing // *Langmuir.* 2025. V.41(9). P.5736-5761. doi: 10.1021/acs.langmuir.4c04961

### References

1. Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature.* 2000. V.408(6814). P.796-815. doi: 10.1038/35048692
2. Baymiev Al.Kh., Chemeris D.A., Sakhabutdinova A.R. et al. In higher plants as an example, one can see that the era of sequencing of their diploid genomes is coming. *Biomics.* 2025. V.17(1). P. 17-41. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-3
3. 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
4. Chemeris A.V., Akhunov E.D., Vakhitov V.A. DNA sequencing. M., Nauka, 1999. 429 p. (In Russian)
5. Goff SA, Ricke D, Lan TH et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science.* 2002. V.296(5565). P.92-100. doi: 10.1126/science.1068275
6. Goffeau A, Barrell BG, Bussey H. et al. Life with 6000 genes. *Science.* 1996. V.274(5287). P546, 563-567. doi: 10.1126/science.274.5287.546
7. Huang S, Li R, Zhang Z, Li L. et al. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L. *Nat Genet.* 2009. V.41(12). P.1275-1281. doi: 10.1038/ng.475
8. Jaillon O, Aury JM, Noel B. et al. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature.* 2007. V.449(7161). P.463-467. doi: 10.1038/nature06148
9. Khan AW, Garg V, Roorkiwal M, Golicz AA, Edwards D, Varshney RK. Super-Pangenome by Integrating the Wild Side of a Species for Accelerated Crop Improvement. *Trends Plant Sci.* 2020. V.25(2). P.148-158. doi: 10.1016/j.tplants.2019.10.012
10. Kuluev A.R., Matniyazov R.T., Berezin A.A. et al. Pan-mitogenomics. *Biomics.* 2025. V.17(1). P. 88-102. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-7 (In Russian)
11. 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

12. Meyers LA, Levin DA. On the abundance of polyploids in flowering plants. *Evolution*. 2006. V.60(6). P.1198-206.
13. Miga KH, Eichler EE. Envisioning a new era: Complete genetic information from routine, telomere-to-telomere genomes. *Am J Hum Genet*. 2023. V.110(11). P.1832-1840. doi: 10.1016/j.ajhg.2023.09.011
14. Morgante M, De Paoli E, Radovic S. Transposable elements and the plant pan-genomes. *Curr Opin Plant Biol*. 2007. V.10(2). P.149-155. doi: 10.1016/j.pbi.2007.02.001
15. Porubsky D, Vollger MR, Harvey WT et al. Gaps and complex structurally variant loci in phased genome assemblies. *Genome Res*. 2023. V.33(4). P.496-510. doi: 10.1101/gr.277334.122
16. Rijzaani H, Bayer PE, Rouard M et al. The pangenome of banana highlights differences between genera and genomes. *Plant Genome*. 2022. V.15(1). e20100. doi: 10.1002/tpg.2.20100
17. 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. *Biomcs*. 2025. V.17(1). P. 77-87. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-6
18. Sato S, Nakamura Y, Kaneko T, Asamizu E, Tabata S: Complete structure of the chloroplast genome of *Arabidopsis thaliana*. *DNA Res*. 1999. V.6. P.283-290. 10.1093/dnares/6.5.283
19. Stevens K.A., Wegrzyn J.L., Zimin A. Sequence of the Sugar Pine Megagenome. *Genetics*. 2016. V.204(4). P.1613-1626. doi: 10.1534/genetics.116.193227
20. Sun Y, Shang L, Zhu QH, Fan L, Guo L. Twenty years of plant genome sequencing: achievements and challenges. *Trends Plant Sci*. 2022. V.27(4). P.391-401. doi: 10.1016/j.tplants.2021.10.006
21. Tuskan GA, Difazio S, Jansson S. et al. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science*. 2006. V.313(5793). P.1596-1604. doi: 10.1126/science.1128691
22. 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
23. Xie L, Gong X, Yang K et al. Technology-enabled great leap in deciphering plant genomes. *Nat Plants*. 2024. V.10(4). P.551-566. doi: 10.1038/s41477-024-01655-6
24. Yu J, Hu S, Wang J. et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science*. 2002. V.296(5565). P.79-92. doi: 10.1126/science.1068037
25. Zhong Z, Feng S, Mansfeld BN, Ke Y, Qi W, Lim YW, GUISSEM W, Bart RS, Jacobsen SE. Haplotype-resolved DNA methylome of African cassava genome. *Plant Biotechnol J*. 2023. V.21(2). P.247-249. doi: 10.1111/pbi.13955
26. Zubov V.V., Chemeris D.A., Vasilov R.G., Kurochkin V.E., Alekseev Ya.I. Brief history of high-throughput nucleic acid sequencing methods. *Biomcs*. 2021. V.13(1). P. 27-46. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-4 (In Russian)
27. Zhou Y, Long X, Zhang Y et. al. Advances and Challenges in Solid-State Nanopores for DNA Sequencing. *Langmuir*. 2025. V.41(9). P.5736-5761. doi: 10.1021/acs.langmuir.4c04961