



## ХРОНОЛОГИЯ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ПОЛНЫХ ГЕНОМОВ РАСТЕНИЙ

Сахабутдинова А.Р., Баймиев Ал.Х., Кулуев А.Р.,  
Баймиев Ан.Х., Кулуев Б.Р., Гарафутдинов Р.Р., Чемерис А.В.

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

### Резюме

Начало эры секвенирования полных ядерных геномов высших растений совпало с началом нового тысячелетия, и за прошедшие четверть века достигнут большой прогресс в плане количества секвенированных геномов растений, которых насчитывается уже более 5 тысяч, принадлежащих приблизительно 2 тысячам видов. Однако подавляющее большинство секвенированных геномов представляют собой квазигеномы с консенсусными нуклеотидными последовательностями начала века, в виде мозаичной композитной сборки участков парных хромосом. При этом достигнутый не так давно уровень по-хромосомной сборки геномов, в том числе T2T (от теломеры до теломеры), несущей больше генетической информации, распределенной по отдельным хромосомам, включая теломеры и центромеры, тем не менее, сохраняет их мозаичный характер. Десятилетие назад для растений появились первые результаты по геномным последовательностям с фазированной сборкой гаплотипов, представляющие собой новый уровень знаний о геномах, в гораздо большей степени позволяющей проследить связь генотипа с фенотипом. Но подобных геномов собрано пока не так много. Со временем стало ясно, что один референсный геном для любого вида никак не соответствует огромному разнообразию полиморфизма ДНК, и тогда на сцену вышел пангеном вида, а вслед за ним и супер-пангеном рода. Однако пангеномов, супер-пангеномов составлено тоже пока не так много, но при этом уже есть таковые, опирающиеся на знания фазированных диплоидных геномов растений разных уровней плоидности, прошедших функциональную диплоидизацию. В данной статье представлено эволюционное развитие полногеномных исследований в виде улучшаемых сборок нуклеотидных последовательностей, особенностью которого является упоминание только тех геномов растений, которые соответствовали достигнутому уровню сборки в каждый отрезок времени, но при достижении нового порога «качества» генома приводятся лишь только геномы очередных уровней сборок, а геномы прежних уровней, которые продолжают секвенировать и дальше, уже игнорируются.

**Ключевые слова:** геном, секвенирование, сборка, квазигеном, T2T геном, пангеном, супер-пангеном, фазированный геном, диплоидный геном, геном с разрешением по гаплотипу

**Цитирование:** Сахабутдинова А.Р., Баймиев Ал.Х., Кулуев А.Р., Баймиев Ан.Х., Кулуев Б.Р., Гарафутдинов Р.Р., Чемерис А.В. Хронология секвенирования полных геномов растений // Biomics. 2025. V.17(1). P. 8 – 16. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-2

© Авторы

## THE CHRONOLOGY OF SEQUENCING OF COMPLETE PLANT GENOMES

Sakhabutdinova A.R., Baymiev Al.Kh., Kuluev A.R.,  
Baymiev An.Kh., Kuluev B.R., Garafutdinov R.R., Chemeris A.V.

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

### Resume

The beginning of the era of sequencing complete nuclear genomes of higher plants coincided with the beginning of the new millennium, and over the past quarter century, great progress has been made in terms of the number

of sequenced plant genomes, of which there are already more than 5,000, belonging to approximately 2,000 species.. The same cannot be said about the quality of genome assembly, since the vast majority of currently sequenced genomes are essentially quasi-genomes with consensus nucleotide sequences as in the beginning of the century in the form of a mosaic assembly of sections of paired chromosomes. At the same time, the T2T (telomere-to-telomere) level of chromosome assembly achieved not so long ago, despite the fact that such genomes carry more genetic information distributed across individual chromosomes, including telomeres and centromeres, they retain a mosaic character. A decade ago, the first results on genomic sequences with phased assembly of haplotypes for plants appeared, representing a new level of knowledge about genomes, which makes it possible to trace the relationship between genotype and phenotype to a much greater extent. But so far, not many such genomes have been assembled. Over time, it became clear that one reference genome for any species does not correspond to the huge variety of DNA polymorphism, and then the pangenome of the species, followed by a super-pangenome of the genus appeared. However, not so many pangenomes or super-pangenomes have been composed yet, but there are already some based on the knowledge of phased diploid genomes of plants of different ploidy levels that have undergone functional diploidization. This article presents the evolutionary development of genome-wide research in the form of improved assemblies of nucleotide sequences, the feature of which is to mention only those plant genomes that corresponded to the achieved assembly level in each time period, but when a new threshold of "quality" of the genome is reached, only the genomes of the next assembly levels are given, and the genomes of previous levels that continue to be sequenced and further, they are already ignored.

**Keywords:** genome, sequencing, assembly, quasigenome, T2T genome, pangenome, super-pangenome, phased genome, diploid genome, haplotype-resolved genome

**Citation:** Sakhabudinova A.R., Baymiev Al.Kh., Kuluev A.R., Baymiev An.Kh., Kuluev B.R., Garafutdinov R.R., Chemeris A.V. The chronology of sequencing of complete plant genomes. *Biomics*. 2025. V.17(1). P. 8 – 16. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-2

## © The Authors

### Введение

С наступлением нового столетия (тысячелетия) началась эра секвенирования полных растительных геномов: в декабре 2000 г. вышла статья, в которой сообщалось о завершении секвенирования генома модельного растения, которым уже долгие годы служила резуховидка Таля *Arabidopsis thaliana* [1]. За прошедшую четверть века проделан большой путь, и по состоянию на январь 2024 г. насчитывалось 4604 секвенированных генома, принадлежащих 1482 видам растений [2]. Однако большинство этих геномных данных уже не соответствуют требованиям сегодняшнего дня ввиду мозаичной сборки прочитанных тем или иным методом нуклеотидных последовательностей. И прежде чем переходить к изложению основного материала этой статьи, необходимо уделить внимание существующим уровням сборки ядерных геномов высших организмов и растений в частности.

### Различные уровни сборки ядерных геномов высших организмов

Согласно современным воззрениям, под термином «геном» подразумевается вся совокупность нуклеотидных последовательностей гаплоидного набора хромосом, причем если организм

полиплоидный (что для растений весьма характерно), то под гаплоидным набором понимается половинный набор хромосом, поскольку такие полиплоиды в эволюции становятся функциональными диплоидами. В качестве поясняющего примера можно привести геном твердой макаронной пшеницы *Triticum durum*, представляющей собой тетраплоид, несущий два разных субгенома В и А с базовыми числами хромосом по 7 для каждого. Таким образом, кариотип этой пшеницы будет  $2n=4x=28$  и, следовательно, гаплоидный набор состоит из уже 14 хромосом.

В связи с изучением полных геномов (растений) и их секвенированием следует иметь в виду следующую информацию в виде их кратких терминологических характеристик:

1. просто **геном** – геном как нечто целое – носитель генетической информации;
2. секвенированный **геном** - любой геном с известными последовательностями нуклеотидов;
3. черновой **геном** – секвенированный геном без полной сборки;
4. эталонный или референсный **геном** – секвенированный геном с достаточно высоким уровнем сборки;
5. консенсусный или составной **геном** – синоним черного или референсного генома;

6. полный **геном** – следующий этап сборки после чернового генома, который также может быть эталонным геномом;

7. **геном**, секвенированный (собранный) на хромосомном уровне, или иначе такие сборки называют псевдохромосомы, либо псевдомолекулы, в которых нуклеотидные последовательности распределены по гаплоидному набору хромосом;

8. **геном** уровня T2T (telomere-to-telomere), или геном уровня T2T без промежутков - более точная версия геномной информации о нуклеотидных последовательностях, распределенных по гаплоидному набору хромосом, от теломеры до теломеры, включая и центромеры;

9. диплоидный **геном** с фазированной сборкой гаплотипов – секвенированные последовательности в этом случае распределены по парным хромосомам;

10. диплоидный **геном** T2T уровня – высший уровень секвенирования и сборки геномов растений, а также других высших организмов.

11. **пангеном** – составной геном с полным набором (всех) генов у представителей данного вида;

12. **суперпангеном** – составной геном с полным набором (всех) генов, наличествующих у представителей, принадлежащих к нескольким видам одного рода.

Нужно заметить, что секвенированные геномы с пункта 2 по 8 включительно представляют собой мозаичную сборку парных родительских хромосом в виде их консенсусного гаплоидного набора и не могут отражать реальную связь генотипа с фенотипом и их правильнее считать квазигаплоидными геномами или иначе обобщенно и сокращенно квазигеномами. При этом секвенирование и сборку таких геномов и особенно в ранние годы нужно считать неизбежной, ввиду технологических сложностей, которые с появлением методов секвенирования новых поколений и развития биоинформатических подходов стали постепенно преодолеваться. Таким образом, можно считать, что диплоидные геномы из пунктов 9 и 10 уже в гораздо большей степени позволяют проследить связь фенотипа с генотипом в виде двух гаплотипов из парных хромосом, включая субгеномы у полиплоидных видов, прошедших функциональную диплоидизацию. В то же время нужно иметь в виду, что пока ни один секвенированный геном любого высшего организма в полной мере не соответствует истинному в силу разных неточностей, которые на нынешнем уровне развития техники пока все же не могут быть полностью преодолены.

Можно сказать, что за прошедшую четверть века с момента секвенирования первого растительного генома арабидопсиса произошли эволюционные и даже революционные изменения не только в

технологиях секвенирования ДНК, но и во взглядах что считать полным геномом, определяющим фенотип, и как велико их природное разнообразие даже внутри вида, что повлекло за собой появление понятий «пангеном», а затем и «супер-пангеном», относящихся к виду и роду растений соответственно, отражающих присущий всем геномам высокий полиморфизм нуклеотидных последовательностей, включая SVs в виде PAVs and CNVs, которые вносят гораздо больший вклад в геномные различия, нежели SNPs.

### Меняющиеся уровни полногеномных сборок во времени для разных видов растений

Чтобы отразить эволюцию взглядов на различные геномы (имеются в виду уровни их сборки), нами предпринята попытка продемонстрировать появление со временем повышенных требований к секвенированию геномов различных видов растений, дающих новые ориентиры и в том числе заставляющие двигаться дальше по пути совершенствования процессов секвенирования истинно полных геномов и установления их разнообразия. Поэтому особенностью приведенной хронологии секвенирования геномов растений (табл. 1) является то, указываются геномы, соответствующие современному на тот момент уровню сборки, однако при достижении нового технологического уровня секвенирования геномы с прежними форматами далее не упоминаются. Некоторым исключением являются пангеномы по причине их пока относительно небольшого количества для диплоидных геномов и ввиду того, что ставшие собираться позже супер-пангеномы сами пангеномы «не отменили», поскольку и те и другие несут несколько отличающуюся смысловую нагрузку в виде их распространения на вид или на род растений соответственно. Основаниями для включения конкретного генома в данную таблицу были опубликованные статьи в рецензируемых журналах, причем учитывался месяц их выхода.

Безусловно, данная компиляция не претендует на исключительную полноту даже ввиду того, что то множество уже секвенированных геномов растений разных уровней сборки не может в ней уместиться, и главная задача состояла в том, чтобы показать тенденции в полногеномном секвенировании и современные взгляды на геномы высших растений. Гораздо более полные перечни секвенированных геномов растений можно найти в базе данных [https://www.plabipd.de/pubplant\\_main.html](https://www.plabipd.de/pubplant_main.html), а также в базе данных 3N (Plants Genomes Technologies) <http://ibi.zju.edu.cn/N3database/index.php> [3; 4], но они имеют свои предназначения.

Table  
Brief chronology of the plant genome sequencing

Month	Latin name	Assembly	Reference
<b>2000</b>			
Dec	<i>Arabidopsis thaliana</i>	RG	1
<b>2002</b>			
Apr	<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>indica</i>	RG	5
Apr	<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>japonica</i>	RG	6
<b>2006</b>			
Sep	<i>Populus trichocarpa</i>	RG	7
<b>2007</b>			
Sep	<i>Vitis vinifera</i>	RG	8
<b>2008</b>			
Apr	<i>Carica papaya</i>	RG	9
Aug	<i>Lotus japonicus</i>	RG	10
<b>2009</b>			
Nov	<i>Zea mays</i>	RG	11
Dec	<i>Cucumis sativus</i>	RG	12
Dec	<i>Sorghum bicolor</i>	RG	13
<b>2010</b>			
Jan	<i>Glycine max</i>	RG	14
Sep	<i>Ricinus communis</i>	RG	15
Oct	<i>Malus × domestica</i>	RG	16
Nov	<i>Zea mays</i>	prPG	17
Dec	<i>Glycine max</i>	prPG	18
<b>2011</b>			
Aug	<i>Arabidopsis thaliana</i>	prPG	19
<b>2014</b>			
Mar	<i>Brassica rapa</i>	PG	20
Oct	<i>Glycine soja</i>	PG	21
Dec	<i>Oryza sativa</i>	PG	22
<b>2015</b>			
Apr	<i>Zea mays</i>	PG	23
<b>2016</b>			
Nov	<i>Brassica oleraceae</i>	PG	24
Dec	<i>Arabidopsis thaliana</i>	HRG	25
Dec	<i>Vitis vinifera</i>	HRG	25
<b>2017</b>			
Sep	<i>Ipomoea batatas</i>	HRG	26
<b>2018</b>			
Jan	<i>Capsicum annuum</i>	HRG	27

Oct	<i>Oryza longistaminata</i>	HRG	28
Nov	<i>Saccharum spontaneum</i>	HRG	29
<b>2019</b>			
Mar	<i>Vaccinium corymbosum</i>	HRG	30
Mar	<i>Vitis vinifera</i>	HRG	31
Sep	<i>Manihot esculenta</i>	HRG	32
Oct	<i>Cerasus × yedoensis</i>	HRG	33
Nov	<i>Pyrus bretschneideri</i>	HRG	34
Dec	<i>Vitis vinifera</i>	HRG	35
<b>2020</b>			
May	<i>Medicago sativa</i>	HRG	36
Aug	<i>Prunus avium</i>	HRG	37
Dec	<i>Malus domestica</i>	HRG	38
Dec	<i>Prunus armeniaca</i>	HRG	39
<b>2021</b>			
Jan	<i>Camellia sinensis</i>	HRG	40
Apr	<i>Muscadina rotundifolia</i>	HRG	41
Jul	<i>Carya illinoensis</i>	HRG	42
Aug	<i>Camellia sinensis</i>	HRG	43
Aug	<i>Zingiber officinale</i>	HRG	44
Sep	<i>Musa acuminata</i>	T2T	45
Oct	<i>Oryza sativa</i>	T2T	46
<b>2022</b>			
Jan	<i>Asparagus kiustanus</i>	HRG	47
Feb	<i>Populus tomentosa</i>	HRG	48
Feb	<i>Trifolium pratense</i>	HRG	49
Mar	<i>Bupleurum chinense</i>	HRG	50
Mar	<i>Dendrocalamus latiflorus</i>	HRG	51
Mar	<i>Persea americana</i>	HRG	52
Mar	<i>Solanum tuberosum</i>	HRG	53
Jun	<i>Pogostemon cablin</i>	HRG	54
Jul	<i>Populus tomentosa</i>	HRG	55
Aug	<i>Artemisia annua</i>	HRG	56
Sep	<i>Bletilla striata</i>	HRG	57
Sep	<i>Malus domestica</i>	HRG	58
Sep	<i>Vanilla planifolia</i>	HRG	59
Oct	<i>Vitis vinifera</i>	HRG	60
<b>2023</b>			
Feb	<i>Actinidia chinensis</i>	HRG	61
Feb	<i>Actinidia eriantha</i>	HRG	62
Feb	<i>Actinidia latifolia</i>	HRG	63
Feb	<i>Jasminum sambac</i>	HRG	64

Aug	<i>Cucumis melo</i>	HRG	T2T	65
Sep	<i>Chaenomeles speciosa</i>	HRG	T2T	66
Sep	<i>Musa acuminata</i>	HRG	T2T	67
Sep	<i>Musa acuminata</i>	HRG	T2T	68
Oct	<i>Manihot esculenta</i>	HRG	T2T	69
Nov	<i>Quercus variabilis</i>	HRG	T2T	70
Nov	<i>Dianthus caryophyllus</i>	HRG	T2T	71
<b>2024</b>				
Mar	<i>Zizifus jujube</i>	HRG	T2T	72
May	<i>Oryza rufipogon</i>	HRG	T2T	73
Jun	<i>Fragaria moupinensis</i>	HRG	T2T	74
Jun	<i>Vitis vinifera</i>	HRG	T2T	75
Jul	<i>Actinidia chinensis</i>	HRG	PG	76
Jul	<i>Malus domestica</i>	HRG	T2T	77
Sep	<i>Chionanthus retusus</i>	HRG	T2T	78
Sep	<i>Eucalyptus regnans</i>	HRG	T2T	79
Sep	<i>Phyllostachys edulis</i>	HRG	PG	80
Oct	<i>Ananas comosus</i>	HRG	T2T	81
Oct	<i>Pyrus hybrid</i>	HRG	PG	82
Oct	<i>Solanum commersonii</i>	HRG	T2T	83
Nov	<i>Myrcaria cauliflora</i>	HRG	T2T	84
Dec	<i>Firmiana kwangsiensis</i>	HRG	T2T	85
Dec	<i>Ziziphus maritima</i>	HRG	T2T	86
<b>2025</b>				
Jan	<i>Bauhinia × blakeana</i>	HRG	T2T	87
Mar	<i>Uncaria rhynchophylla</i>	HRG	T2T	88
May	<i>Xanthoeris sorbifolium</i>	HRG	T2T	89

Note: Letter and color codes –  
 Reference or consensus genome – **RG**  
 Pangenome or pre-pangenome – **PG**  
 Chromosomal-level genome – **CLG**  
 Super-pangenome – **SPG**  
 T2T genome – **T2T**  
 Haplotype-resolved diploid genome with phased assembly – **HRG**

Как можно видеть из таблицы, некоторые годы в ней пропущены. Так, в 2001 г. и в период с 2003 по 2005 г. новых геномов растений не появлялось. Годы 2012 и 2013 отсутствуют по причине того, что в 2010 г. формально был достигнут новый уровень полногеномного секвенирования в виде составления пангеномов<sup>1</sup> и посему квазигеномы, которые в те годы стали довольно активно секвенировать фактически уже не соответствовали возросшим требованиям, поскольку стало ясно, что полиморфизм генома для конкретного вида намного выше, чем он представлен в референсном геноме. Хотя нужно признать, что для вида с ранее несеквенированным полным геномом его квазигапloidное представление является до некоторой степени необходимым этапом и его пока можно считать базовым, которое далее нужно улучшать во всех аспектах.

В таблице приведено лишь малое число T2T геномов растений по причине того, что большинство из них представляют консенсусные композитные последовательности с мозаичной сборкой и по достижению уровня сборки фазированных геномов по гаплотипам, в том числе в формате T2T, ценность T2T квазигеномов заметно снизилась. К тому же T2T геномам посвящена другая наша статья [90]. Пангеномы растений, как квазигапloidные, так и с фазированной сборкой рассмотрены в другой статье этого номера [91].

### Заключение

Главный вывод, который можно сделать после четвертьвекового секвенирования полных геномов растений, заключается в том, что сейчас наступает время секвенирования диплоидных геномов. Точнее, нужна сборка нуклеотидных последовательностей для полного набора хромосом, поскольку в случае квазигеномов секвенируется как раз тотальная ДНК из всех хромосом, но в итоговой сборке оказывается лишь половина генетической информации, причем с расположением фрагментов ДНК из парных хромосом в мозаичном, т.е. абсолютно произвольном порядке. Начавшееся в конце 2016 г. секвенирование диплоидных геномов с фазированной сборкой гаплотипов кардинально меняет ситуацию, и для видов растений (да и любых других высших организмов) с уже известным референсным геномом их «новые» квазигеномы можно уже не секвенировать как не несущие принципиальной новой информации. Что касается

пангеномов и супер-пангеномов, то и для них желательно отталкиваться от фазированных геномов.

Итак, все усилия «секвенаторщиков» полных геномов (и не только растений) сейчас должны быть направлены на секвенирование и сборку диплоидных геномов в фазированном формате с распределением прочитанных нуклеотидных последовательностей без промежутков по гаплотипам по всем парным хромосомам, не забывая о субгеномах, когда таковые есть. И подобных геномов именно для растений секвенировано заметно больше, чем для каких-либо прочих организмов, чему посвящена другая статья этого тематического номера журнала [92].

### 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. 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
3. Sun Y, Shang L, Zhu QH et al. 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
4. 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
5. 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
6. 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
7. 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
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. Ming R, Hou S, Feng Y et al. The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*. 2008. V.452(7190). P.991-996. doi: 10.1038/nature06856
10. Sato S, Nakamura Y, Kaneko T et al. Genome structure of the legume, *Lotus japonicus*. *DNA Res*. 2008. V.15(4). P.227-239. doi: 10.1093/dnares/dsn008
11. Schnable PS, Ware D, Fulton RS et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*. 2009. V.326(5956). P.1112-1125. doi: 10.1126/science.1178534

<sup>1</sup> которые тогда не получили подобного названия (пангеномы), но по сути таковыми являлись, хотя, формально их следует считать скорее пре-пангеномами

12. 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
13. Paterson AH, Bowers JE, Bruggmann R et al. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. *Nature.* 2009. V.457(7229). P.551-556. doi: 10.1038/nature07723
14. Schmutz J, Cannon SB, Schlueter J et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature.* 2010. V.463(7278). P.178-183. doi: 10.1038/nature08670
15. Chan AP, Crabtree J, Zhao Q et al. Draft genome sequence of the oilseed species *Ricinus communis*. *Nat Biotechnol.* 2010. V.28(9). P.951-956. doi: 10.1038/nbt.1674
16. Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J et al. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Nat Genet.* 2010. V.42(10). P.833-839. doi: 10.1038/ng.654
17. Lai J, Li R, Xu X et al. Genome-wide patterns of genetic variation among elite maize inbred lines. *Nat Genet.* 2010. V.42(11). P.1027-1030. doi: 10.1038/ng.684
18. Lam H.M., Xu X., Liu X. et al. Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection. *Nat Genet.* 2010. V.42. P.1053-1059. doi: 10.1038/ng.715
19. Cao J, Schneeberger K, Ossowski S et al. Whole-genome sequencing of multiple *Arabidopsis thaliana* populations. *Nat Genet.* 2011. V.43(10). P.956-963. doi: 10.1038/ng.911
20. Lin K, Zhang N, Severing EI et al. Beyond genomic variation—comparison and functional annotation of three *Brassica rapa* genomes: a turnip, a rapid cycling and a Chinese cabbage. *BMC Genomics.* 2014. V.15(1). 250. doi: 10.1186/1471-2164-15-250
21. Li YH, Zhou G, Ma J et al. *De novo* assembly of soybean wild relatives for pan-genome analysis of diversity and agronomic traits. *Nat Biotechnol.* 2014. V.32(10). P.1045-1052. doi: 10.1038/nbt.2979
22. Schatz MC, Maron LG, Stein JC et al. Whole genome de novo assemblies of three divergent strains of rice, *Oryza sativa*, document novel gene space of aus and indica. *Genome Biol.* 2014. V.15(11). 506. doi: 10.1186/PREACCEPT-2784872521277375
23. Lu F, Romay MC, Glaubitz JC et al. High-resolution genetic mapping of maize pan-genome sequence anchors. *Nat Commun.* 2015. V.6. 6914. doi: 10.1038/ncomms7914
24. Golicz AA, Bayer PE, Barker GC et al. The pangenome of an agronomically important crop plant *Brassica oleracea*. *Nat Commun.* 2016. V.7. 13390. doi: 10.1038/ncomms13390
25. Chin CS, Peluso P, Sedlazeck FJ. et al. Phased diploid genome assembly with single-molecule real-time sequencing. *Nat. Methods.* 2016. V.13(12). P.1050-1054. doi: 10.1038/nmeth.4035
26. Yang J, Moeinzadeh MH, Kuhl H. et al. Haplotype-resolved sweet potato genome traces back its hexaploidization history. *Nat Plants.* 2017. V.3(9). P.696-703. doi: 10.1038/s41477-017-0002-z
27. Hulse-Kemp AM, Maheshwari S, Stoffel K. et al. Reference quality assembly of the 3.5-Gb genome of *Capsicum annuum* from a single linked-read library. *Hortic Res.* 2018. V.5. 4. doi: 10.1038/s41438-017-0011-0
28. Reuscher S, Furuta T, Bessho-Uehara K et al. Assembling the genome of the African wild rice *Oryza longistaminata* by exploiting synteny in closely related *Oryza* species. *Commun Biol.* 2018. V.1. 162. doi: 10.1038/s42003-018-0171-y
29. Zhang J, Zhang X, Tang H et al. Allele-defined genome of the autopolyploid sugarcane *Saccharum spontaneum* L. *Nat Genet.* 2018. V.50(11). P.1565-1573. doi: 10.1038/s41588-018-0237-2.
30. Colle M, Leisner C, Wai CM. et al. Haplotype-phased genome and evolution of phytonutrient pathways of tetraploid blueberry. *Gigascience.* 2019. V.8(3). giz012. doi: 10.1093/gigascience/giz012
31. Minio A, Massonnet M, Figueroa-Balderas R et al. Diploid Genome Assembly of the Wine Grape *Carmenere G3 (Bethesda)*. 2019. V.9(5). P.1331-1337. doi: 10.1534/g3.119.400030
32. Kuon JE, Qi W, Schläpfer P et al. Haplotype-resolved genomes of geminivirus-resistant and geminivirus-susceptible African cassava cultivars. *BMC Biol.* 2019. V.17(1). 75. doi: 10.1186/s12915-019-0697-6
33. Shirasawa K, Esumi T, Hirakawa H. et al. Phased genome sequence of an interspecific hybrid flowering cherry, 'Somei-Yoshino' (*Cerasus × yedoensis*). *DNA Res.* 2019. V.26(5). P.379-389. doi: 10.1093/dnares/dsz016
34. Shi D, Wu J, Tang H et al. Single-pollen-cell sequencing for gamete-based phased diploid genome assembly in plants. *Genome Res.* 2019. V.29(11). P.1889-1899. doi: 10.1101/gr.251033.119
35. Vondras AM, Minio A, Blanco-Ulate B. et al. The genomic diversification of grapevine clones. *BMC Genomics.* 2019. V.20(1). 972. doi: 10.1186/s12864-019-6211-2
36. Chen H, Zeng Y, Yang Y et al. Allele-aware chromosome-level genome assembly and efficient transgene-free genome editing for the autotetraploid cultivated alfalfa. *Nat Commun.* 2020. V.11(1). 2494. doi: 10.1038/s41467-020-16338-x
37. Wang J, Liu W, Zhu D et al. Chromosome-scale genome assembly of sweet cherry (*Prunus avium* L.) cv. Tieton obtained using long-read and Hi-C sequencing. *Hortic Res.* 2020. V.7(1). 122. doi: 10.1038/s41438-020-00343-8
38. Sun X, Jiao C, Schwaninger H. et al. Phased diploid genome assemblies and pan-genomes provide insights into the genetic history of apple domestication. *Nat Genet.*

2020. V.52(12). P.1423-1432. doi: 10.1038/s41588-020-00723-9
39. Campoy JA, Sun H, Goel M. et al. Gamete binning: chromosome-level and haplotype-resolved genome assembly enabled by high-throughput single-cell sequencing of gamete genomes. *Genome Biol.* 2020. V.21(1). 306. doi: 10.1186/s13059-020-02235-5
40. Zhang W, Luo C, Scossa F et al. A phased genome based on single sperm sequencing reveals crossover pattern and complex relatedness in tea plants. *Plant J.* 2021. V.105(1). P.197-208. doi: 10.1111/tj.15051
41. Cochetel N, Minio A, Massonnet M. et al. Diploid chromosome-scale assembly of the *Muscadinia rotundifolia* genome supports chromosome fusion and disease resistance gene expansion during *Vitis* and *Muscadinia* divergence. *G3 (Bethesda)*. 2021. V.11(4). jkab033. doi: 10.1093/g3journal/jkab033
42. Lovell JT, Bentley NB, Bhattarai G et al. Four chromosome scale genomes and a pan-genome annotation to accelerate pecan tree breeding. *Nat Commun.* 2021. V.12(1). 4125. doi: 10.1038/s41467-021-24328-w
43. Zhang X, Chen S, Shi L et al. Haplotype-resolved genome assembly provides insights into evolutionary history of the tea plant *Camellia sinensis*. *Nat Genet.* 2021. V.53(8). P.1250-1259. doi: 10.1038/s41588-021-00895-y
44. Cheng SP, Jia KH, Liu H et al. Haplotype-resolved genome assembly and allele-specific gene expression in cultivated ginger. *Hortic Res.* 2021. V.8(1). 188. doi: 10.1038/s41438-021-00599-8
45. Belser C, Baurens FC, Noel B et al. Telomere-to-telomere gapless chromosomes of banana using nanopore sequencing. *Commun Biol.* 2021. V.4(1). 1047. doi: 10.1038/s42003-021-02559-3
46. Song JM, Xie WZ, Wang S et al. Two gap-free reference genomes and a global view of the centromere architecture in rice. *Mol Plant.* 2021. V.14(10). P.1757-1767. doi: 10.1016/j.molp.2021.06.018
47. Shirasawa K, Ueta S, Murakami K et al. Chromosome-scale haplotype-phased genome assemblies of the male and female lines of wild asparagus (*Asparagus kiusianus*), a dioecious plant species. *DNA Res.* 2022. V.29(1). dsac002. doi: 10.1093/dnares/dsac002
48. An X, Gao K, Chen Z et al. High quality haplotype-resolved genome assemblies of *Populus tomentosa* Carr., a stabilized interspecific hybrid species widespread in Asia. *Mol Ecol Resour.* 2022. V.22(2). P.786-802. doi: 10.1111/1755-0998.13507
49. Bickhart DM, Koch LM, Smith TPL et al. Chromosome-scale assembly of the highly heterozygous genome of red clover (*Trifolium pratense* L.), an allogamous forage crop species. *GigaByte.* 2022. 2022. gigabyte42. doi: 10.46471/gigabyte.42
50. Zhang Q, Li M, Chen X et al. Chromosome-Level Genome Assembly of *Bupleurum chinense* DC Provides Insights Into the Saikosaponin Biosynthesis. *Front Genet.* 2022. V.13. 878431. doi: 10.3389/fgene.2022.878431
51. Zheng Y, Yang D, Rong J. et al. Allele-aware chromosome-scale assembly of the allopolyploid genome of hexaploid Ma bamboo (*Dendrocalamus latiflorus* Munro). *J Integr Plant Biol.* 2022. V.64(3). P.649-670. doi: 10.1111/jipb.13217
52. Nath O, Fletcher SJ, Hayward A et al. A haplotype resolved chromosomal level avocado genome allows analysis of novel avocado genes. *Hortic Res.* 2022. V.9. uhac157. doi: 10.1093/hr/uhac157
53. Hoopes G, Meng X, Hamilton JP et al. Phased, chromosome-scale genome assemblies of tetraploid potato reveal a complex genome, transcriptome, and predicted proteome landscape underpinning genetic diversity. *Mol Plant.* 2022. V.15(3). P.520-536. doi: 10.1016/j.molp.2022.01.003
54. Shen Y, Li W, Zeng Y. et al. Chromosome-level and haplotype-resolved genome provides insight into the tetraploid hybrid origin of patchouli. *Nat Commun.* 2022. V.13(1). 3511. doi: 10.1038/s41467-022-31121-w
55. An X, Gao K, Chen Z et al. High quality haplotype-resolved genome assemblies of *Populus tomentosa* Carr., a stabilized interspecific hybrid species widespread in Asia. *Mol Ecol Resour.* 2022. V.22(2). P.786-802. doi: 10.1111/1755-0998.13507
56. Liao B, Shen X, Xiang L et al. Allele-aware chromosome-level genome assembly of *Artemisia annua* reveals the correlation between ADS expansion and artemisinin yield. *Mol Plant.* 2022. V.15(8). P.1310-1328. doi: 10.1016/j.molp.2022.05.013
57. Jiang L, Lin M, Wang H et al. Haplotype-resolved genome assembly of *Bletilla striata* (Thunb.) Reichb. f. to elucidate medicinal value. *Plant J.* 2022. V.111(5). P.1340-1353. doi: 10.1111/tj.15892
58. Khan A, Carey SB, Serrano A et al. A phased, chromosome-scale genome of 'Honeycrisp' apple (*Malus domestica*). *GigaByte.* 2022. gigabyte69. doi: 10.46471/gigabyte.69
59. Piet Q, Droc G, Marande W. et al. A chromosome-level, haplotype-phased *Vanilla planifolia* genome highlights the challenge of partial endoreplication for accurate whole-genome assembly. *Plant Commun.* 2022. V.3(5). 100330. doi: 10.1016/j.xplc.2022.100330
60. Minio A, Cochetel N, Massonnet M. et al. HiFi chromosome-scale diploid assemblies of the grape rootstocks 110R, Kober 5BB, and 101-14 Mgt. *Sci Data.* 2022. V.9(1). 660. doi: 10.1038/s41597-022-01753-0
61. Yue J, Chen Q, Wang Y et al. Telomere-to-telomere and gap-free reference genome assembly of the kiwifruit *Actinidia chinensis*. *Hortic Res.* 2023. V.10(2). uhac264. doi: 10.1093/hr/uhac264
62. Han X, Zhang Y, Zhang Q et al. Two haplotype-resolved, gap-free genome assemblies for *Actinidia latifolia* and *Actinidia chinensis* shed light on the

- regulatory mechanisms of vitamin C and sucrose metabolism in kiwifruit. *Mol Plant*. 2023. V.16(2). P.452-470. doi: 10.1016/j.molp.2022.12.022
63. Wang Y, Dong M, Wu Y et al. Telomere-to-telomere and haplotype-resolved genome of the kiwifruit *Actinidia eriantha*. *Mol Hortic*. 2023. V.3(1). 4. doi: 10.1186/s43897-023-00052-5
64. Xu M, Gao Q, Jiang M et al. A novel genome sequence of *Jasminum sambac* helps uncover the molecular mechanism underlying the accumulation of jasmonates. *J Exp Bot*. 2023. V.74(4). P.1275-1290. doi: 10.1093/jxb/erac464
65. Li G, Tang L, He Y et al. The haplotype-resolved T2T reference genome highlights structural variation underlying agronomic traits of melon. *Hortic Res*. 2023. V.10(10). uhad182. doi: 10.1093/hr/uhad182
66. He S, Weng D, Zhang Y et al. A telomere-to-telomere reference genome provides genetic insight into the pentacyclic triterpenoid biosynthesis in *Chaenomeles speciosa*. *Hortic Res*. 2023. V.10(10). uhad183. doi: 10.1093/hr/uhad183
67. Huang HR, Liu X, Arshad R et al. Telomere-to-telomere haplotype-resolved reference genome reveals subgenome divergence and disease resistance in triploid Cavendish banana. *Hortic Res*. 2023. V.10(9). uhad153. doi: 10.1093/hr/uhad153
68. Liu X, Arshad R, Wang X. et al. The phased telomere-to-telomere reference genome of *Musa acuminata*, a main contributor to banana cultivars. *Sci Data*. 2023. V.10(1). 631. doi: 10.1038/s41597-023-02546-9
69. Xu XD, Zhao RP, Xiao L et al. Telomere-to-telomere assembly of cassava genome reveals the evolution of cassava and divergence of allelic expression. *Hortic Res*. 2023. V.10(11). uhad200. doi: 10.1093/hr/uhad200
70. Wang L, Li LL, Chen L. et al. Telomere-to-telomere and haplotype-resolved genome assembly of the Chinese cork oak (*Quercus variabilis*). *Front Plant Sci*. 2023. V.14. 1290913. doi: 10.3389/fpls.2023.1290913
71. Lan L, Leng L, Liu W et al. The haplotype-resolved telomere-to-telomere carnation (*Dianthus caryophyllus*) genome reveals the correlation between genome architecture and gene expression. *Hortic Res*. 2023. V.11(1). uhad244. doi: 10.1093/hr/uhad244
72. Li K, Chen R, Abudoukayoumu A et al. Haplotype-resolved T2T reference genomes for wild and domesticated accessions shed new insights into the domestication of jujube. *Hortic Res*. 2024. V.11(5). uhae071. doi: 10.1093/hr/uhae071
73. Huang J, Zhang Y, Li Y et al. Haplotype-resolved gapless genome and chromosome segment substitution lines facilitate gene identification in wild rice. *Nat Commun*. 2024. V.15(1). 4573. doi: 10.1038/s41467-024-48845-6
74. Qiao Q, Cao Q, Zhang R et al. Genomic analyses provide insights into sex differentiation of tetraploid strawberry (*Fragaria moutpinensis*). *Plant Biotechnol J*. 2024. V.22(6). P.1552-1565. doi: 10.1111/pbi.14286
75. Djari A, Madignier G, Di Valentin O et al. Haplotype-resolved genome assembly and implementation of VitExpress, an open interactive transcriptomic platform for grapevine. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2024. V.121(23). e2403750121. doi: 10.1073/pnas.2403750121
76. Wang Y, Li P, Zhu Y, Zhang F et al. Graph-Based Pangenome of *Actinidia chinensis* Reveals Structural Variations Mediating Fruit Degreening. *Adv Sci (Weinh)*. 2024. V.11(28). e2400322. doi: 10.1002/advs.202400322
77. Su Y, Yang X, Wang Y et al. Phased telomere-to-telomere reference genome and pangenome reveal an expansion of resistance genes during apple domestication. *Plant Physiol*. 2024. V.195(4). P.2799-2814. doi: 10.1093/plphys/kiac258
78. Wang J, Xu D, Sang YL et al. A telomere-to-telomere gap-free reference genome of *Chionanthus retusus* provides insights into the molecular mechanism underlying petal shape changes. *Hortic Res*. 2024. V.11(12). uhae249. doi: 10.1093/hr/uhae249
79. Ferguson S, Bar-Ness YD, Borevitz J, Jones A. A telomere-to-telomere *Eucalyptus regnans* genome: unveiling haplotype variance in structure and genes within one of the world's tallest trees. *BMC Genomics*. 2024. V.25(1). 913. doi: 10.1186/s12864-024-10810-4
80. Hou Y, Gan J, Fan Z et al. Haplotype-based pangenomes reveal genetic variations and climate adaptations in moso bamboo populations. *Nat Commun*. 2024. V.15(1). 8085. doi: 10.1038/s41467-024-52376-5
81. Feng J, Zhang W, Chen C et al. The pineapple reference genome: Telomere-to-telomere assembly, manually curated annotation, and comparative analysis. *J Integr Plant Biol*. 2024. V.66(10). P.2208-2225. doi: 10.1111/jipb.13748
82. Li Q, Qiao X, Li L et al. Haplotype-resolved T2T genome assemblies and pangenome graph of pear reveal diverse patterns of allele-specific expression and the genomic basis of fruit quality traits. *Plant Commun*. 2024. V.5(10). 101000. doi: 10.1016/j.xplc.2024.101000
83. Feng Y, Zhou J, Li D et al. The haplotype-resolved T2T genome assembly of the wild potato species *Solanum commersonii* provides molecular insights into its freezing tolerance. *Plant Commun*. 2024. V.5(10). 100980. doi: 10.1016/j.xplc.2024.100980
84. Zhao L, Li Z, Jiang S et al. The Telomere-to-Telomere Genome of Jaboticaba Reveals the Genetic Basis of Fruit Color and Citric Acid Content. *Int J Mol Sci*. 2024. V.25(22). 11951. doi: 10.3390/ijms252211951
85. Wang B, Zhang R, Sun W, Yang J. A nearly telomere-to-telomere diploid genome assembly of *Firmiana kwangsiensis*, a threatened species in China. *Sci Data*. 2024. V.11(1). 1394. doi: 10.1038/s41597-024-04250-8
86. Guo M, Bi G, Wang H et al. Genomes of autotetraploid wild and cultivated *Ziziphus mauritiana*

- reveal polyploid evolution and crop domestication. *Plant Physiol.* 2024. V.196(4). P.2701-2720. doi: 10.1093/plphys/kiac512
87. Mu W, Darian JC, Sung WK et al. The haplotype-resolved T2T genome for *Bauhinia* × *blakeana* sheds light on the genetic basis of flower heterosis. *Gigascience.* 2025. V.14. giaf044. doi: 10.1093/gigascience/giaf044
88. Hu T, Duan L, Shanguan L et al. Haploid-Phased Chromosomal Telomere-to-Telomere Genome Assembly of Medicinal Plant *Uncaria rhynchophylla* Dissects Genetic Controls on the Biosynthesis of Bioactive Alkaloids. *Plant Cell Environ.* 2025. V.48(3). P.1932-1946. doi: 10.1111/pce.15257
89. Liu Y, Chen Y, Ren Z et al. Two haplotype-resolved telomere-to-telomere genome assemblies of *Xanthoceras sorbifolium*. *Sci Data.* 2025. V.12(1). 791. doi: 10.1038/s41597-025-05057-x
90. Matniyazov R.T., Kuluev A.R., Baymiev An.Kh. et al. T2T genomes of higher plants. *Biomics.* 2025. V.17(1). P. 65 - 76. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2025-5
91. 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
92. 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