



Структурно-функциональная дивергенция гомеологичных генов в аллополиплоидном геноме растений

А.Ю. Глаголева^{1, 2}, О.Ю. Шоева¹, Е.К. Хлесткина^{1, 2}

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

При гибридизации близких видов растений, имеющих сходные геномы, могут образовываться аллополиплоидные формы. Известно, что в ходе эволюции через аллополиплоидизацию прошли многие виды растений, что сыграло значительную роль в формировании огромного разнообразия растений, а также их высокого адаптивного потенциала. Сейчас, благодаря полному секвенированию широкого спектра видов покрытосеменных растений и сравнительному анализу структуры геномов, восстановлена цепь событий, в результате которых появились геномы современных растительных таксонов. Эти исследования показали, что многие диплоидные виды, прежде чем стать таковыми, прошли не один цикл полиплоидизации и дальнейшей диплоидизации. Цель обзора – на основе известных данных определить долю генов растительного генома, подверженных изменениям в случае аллополиплоидизации, и проиллюстрировать разнообразие механизмов, лежащих в основе функциональной дивергенции гомеологичных копий генов, т.е. генов-ортологов в субгеномах аллополиплоидного вида. Изменения отдельных копий могут быть связаны с эпигенетическими особенностями организации гена (статус метилирования промоторной области или наличие копий-специфичных малых интерферирующих РНК) или затрагивать первичную структуру гена в его кодирующей части или регуляторных районах. Исследования, проведенные на искусственно созданных аллополиплоидных формах растений, показали широкое распространение у них так называемого транскрипционного доминирования и изменение уровня транскрипции по сравнению с генами диплоидных родительских форм. Изучение транскрипции отдельных гомеологичных копий генов позволило оценить, насколько распространено полное подавление транскрипции отдельных гомеологов у вновь созданных синтетических (0.4–5.0 % генов) и естественных (около 30 % генов) аллополиплоидов. У пшеницы полное подавление вместе с частичными изменениями экспрессии затрагивает в сумме до 49 % генов.

Ключевые слова: пшеница; аллополиплоид; гомеологичные гены; транскрипционное доминирование; метилирование промотора; малые интерферирующие РНК.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Глаголева А.Ю., Шоева О.Ю., Хлесткина Е.К. Структурно-функциональная дивергенция гомеологичных генов в аллополиплоидном геноме растений. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(6):823-831. DOI 10.18699/VJ16.204

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Glagoleva A.Y., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Structural and functional divergence of homoeologous genes in allopolyploid plant genomes. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(6):823-831. DOI 10.18699/VJ16.204

REVIEW

Received 30.10.2016

Accepted for publication 12.12.2016

© AUTHORS, 2016

Structural and functional divergence of homoeologous genes in allopolyploid plant genomes

A.Y. Glagoleva^{1, 2}, O.Y. Shoeva¹,
E.K. Khlestkina^{1, 2}

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

Allopolyploid organisms can be formed by hybridization between closely related plant species with similar genomes. It is believed that many plant species have passed through allopolyploidization, which played a significant role in the formation of a huge diversity of plants, as well as their high adaptive capacity. Thanks to the whole genome sequencing of a wide range of angiosperm species and comparative analysis of genome structure, the sequence of events that formed the genomes of modern plant taxa was restored. These studies have shown that many diploid species have passed through more than one cycle of polyploidization-diploidization. The purpose of this review is to summarize the estimates of what proportion of genes is undergoing changes due to allopolyploidization and to illustrate the variety of mechanisms underlying the functional divergence of homoeologous copies (orthologous genes in allopolyploid sub-genomes). Changes of individual copies can be associated with epigenetic features of the gene organization (the methylation status of the promoter region or the presence of copy-specific small interfering RNA) or can affect structure of the coding or regulatory regions of the gene. Studies on artificial allopolyploid plants showed widespread transcriptional dominance and change of the transcription level as compared with the genes of diploid parental forms. The study of the transcription of certain homoeologous gene copies allowed estimating the extent of the complete suppression of certain homoeologous genes in newly synthesized (0.4–5.0 %) and natural (30 %) allopolyploids. One the whole, full or partial suppression affects up to 49% of the wheat genes.

Key words: wheat; allopolyploid; homoeologous genes; transcriptional dominance; promoter methylation; small interfering RNA.

Полиплоидия возникает в результате умножения полного набора хромосом. В случае умножения одного и того же набора хромосом формируются автополиплоиды, а при отдаленной гибридизации могут образовываться аллополиплоидные формы. Данные цитогенетических исследований позволили утверждать, что через аллополиплоидизацию и последующую диплоидизацию прошли многие виды растений (Masterson, 1994; Wolfe, 2001). В последние годы, благодаря появлению и сравнению результатов секвенирования геномов разных видов одно- и двудольных растений (рис. 1), стала известной эволюционная история происхождения геномов современных видов, многие из которых – результат нескольких циклов полиплоидизации – диплоидизации¹ (Salse et al., 2009).

Генетический материал разных видов и родов при аллополиплоидизации претерпевает значительные изменения, приводящие к стабилизации или дестабилизации полиплоидного генома. В случае стабилизации и успешной коадаптации разных геномов вновь созданная аллополиплоидная форма способна нормально развиваться и давать потомство. Было показано, что в основе коадаптации разных геномов в одном ядре лежат значительные структурные изменения. У аллополиплоидов часто наблюдается элиминация, а в более редких случаях, наоборот, появление новых фрагментов генома (Song et al., 1995; Pestsova et al., 1998; Comai, 2000; Ozkan et al., 2001; Kashkush et al., 2002; Salina et al., 2004; Ma, Gustafson, 2008; Щербань, 2013). Крупные структурные перестройки (элиминации блоков повторяющихся последовательностей, транслокации и т. п.) приводят к тому, что сходные хромосомы из разных субгеномов (гомеологичные хромосомы) не могут образовывать нормальные биваленты в ходе деления клеток аллополиплоидного организма. При этом имеет место частичная деконденсация хромосом, которая при наличии таких перестроек и обуславливает запрет на спаривание гомеологичных (но не гомологичных) хромосом. За деконденсацию у аллополиплоидной пшеницы отвечает локус *Ph1* (*pairing homoeologous 1*), который содержит ряд генов, кодирующих циклинзависимые киназы (*Cdk*). У стабильных аллополиплоидных форм пшеницы активность генов *Cdk* в локусе *Ph1* снижена, что способствует деконденсации и невозможности спаривания гомеологичных хромосом. Благодаря этому механизму в ходе клеточного деления у аллополиплоидной пшеницы имеет место спаривание только гомологичных хромосом и образование нормальных бивалентов. Аналогичные механизмы выявлены и у других аллополиплоидных видов (Griffiths et al., 2006; Al-Kaff et al., 2008).

Помимо структурных изменений, у аллополиплоидов наблюдается изменение экспрессии генов вплоть до полной супрессии отдельных гомеологов (Comai et al., 2000; Kashkush et al., 2002; Bottley et al., 2006; Pont et al., 2011). Изменение экспрессии генов у аллополиплоидных форм имеет важное значение для стабилизации работы генома. Цель обзора – на основе известных данных оценить долю

генов растительного генома, подверженных изменениям в случае аллополиплоидизации, и проиллюстрировать разнообразие механизмов, лежащих в основе функциональной дивергенции гомеологичных копий.

Полиплоидизация – ключевое событие в эволюции геномов растений

Полиплоидизация является одним из ключевых событий в эволюции геномов растений. Наличие «дублирующих» геномов в одном ядре способствует сохранению функционального состояния генома даже при крупных перестройках, в частности при потере целых хромосом. Примером стабильных форм с недостающими хромосомами могут служить анеуплоидные линии аллогексаплоидной пшеницы (Sears, 1954).

На основе данных полногеномного секвенирования (см. рис. 1) и сравнительного анализа (Salse et al., 2009) геномов риса, кукурузы, сорго и ячменя была создана модель предкового генома однодольных, порядок Злакоцветные (Poales), состоящего из пяти протохромосом (рис. 2). На этой модели показано, что дивергенция геномов современных Злакоцветных может быть описана четырьмя основными эволюционными событиями: α , β , δ и γ . Перед дивергенцией имела место полная дупликация предкового генома, состоящего из пяти протохромосом (δ -событие). После тетраплоидизации ($n = 10$) произошли транслокации и слияния между двумя хромосомами, и таким образом сформировался геном с базовым набором хромосом $n = 12$ (γ -событие). Далее в ходе дивергенции образовались предковые геномы различных подсемейств. Согласно этой модели, у Ehrhartoideae (подсемейство Рисовые) сохранилось количество хромосом предкового генома ($n = 12$) и геном риса претерпел только линейные перестройки с дупликациями хромосом *r11* и *r12* (α -события). Предковый геном Panicoideae (подсемейство Просовые) сформировался после слияния двух хромосом ($n = 10$) (β -событие). Кукуруза и сорго, принадлежащие этому подклассу, эволюционировали от общего предка поразному. В то время как структура современного генома сорго схожа с предковым геномом, геном кукурузы был полностью дублирован ($n = 20$), а затем в результате транслокаций и слияния хромосом (α -событие) сформировался геном современной кукурузы с базовым набором хромосом $n = 10$ (см. рис. 2). Наконец, при формировании генома Pooideae (подсемейство Мятликовые) из промежуточного предкового генома, состоящего из 12 хромосом, произошло пять хромосомных слияний. В результате образовался предковый геном трибы Triticeae (к ней относятся, в частности, пшеница, ячмень и рожь); он состоит из 7 хромосом (β -событие). Впоследствии геном общего предка трибы Triticeae дивергировал, а у отдельных ее представителей подвергся ряду геномных и хромосомных перестроек – полиплоидизации, дупликациям отдельных сегментов генома, транслокациям (Salse et al., 2009; Abrouk et al., 2010; Pont et al., 2011).

Сравнение данных полногеномного секвенирования представителей двудольных растений: арабидопсиса, винограда и тополя – предсказало две возможные модели формирования их геномов в ходе эволюции (см. рис. 2). В обеих моделях в качестве общего предка выступает

¹ В данном случае диплоидизация (син. диспloidизация) – процесс дивергенции субгеномов и возникновения крупных перестроек, нередко имеющих редуциционный характер, в результате которых геном перестает быть аллополиплоидным.

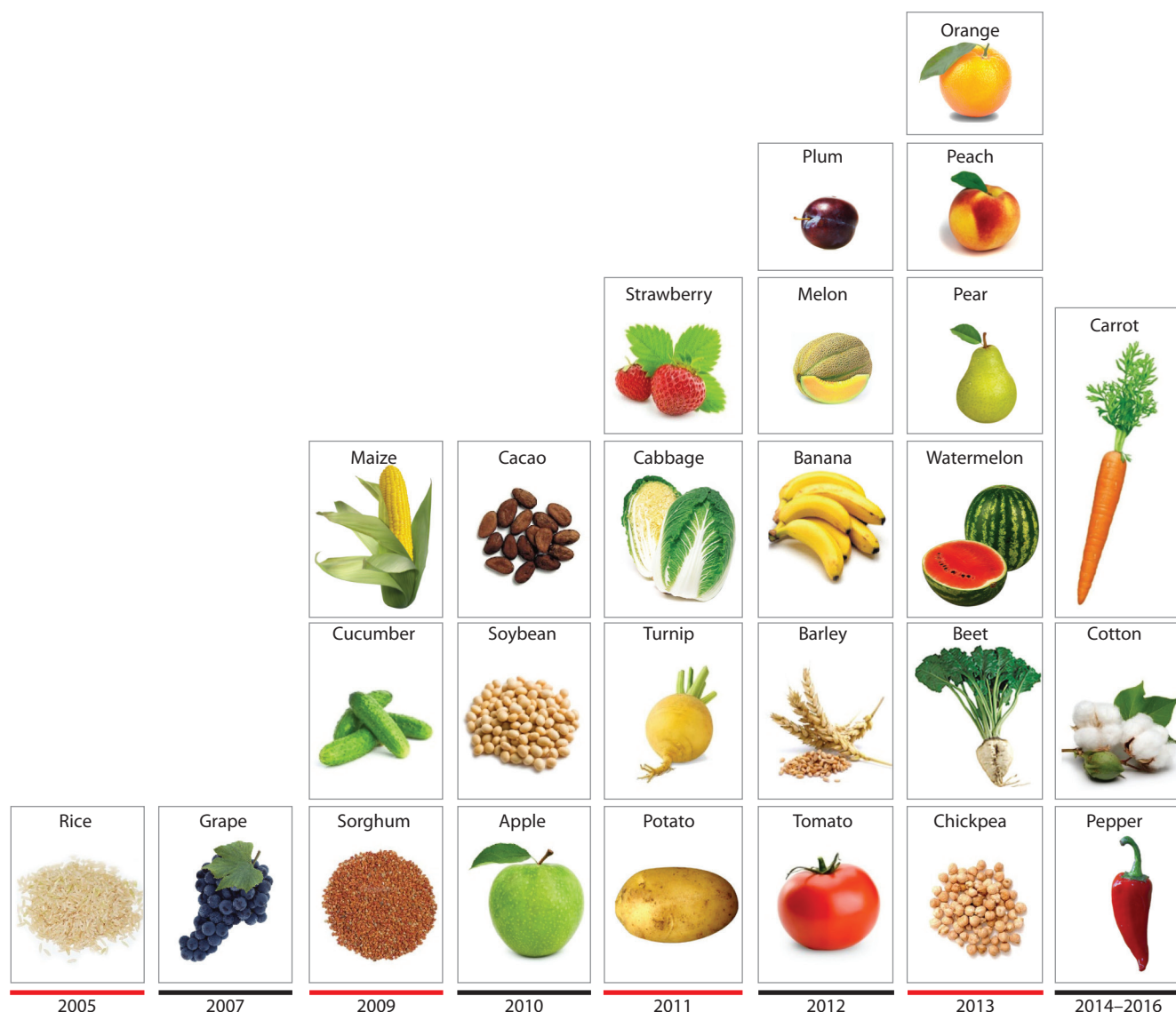


Fig. 1. Major food crops with sequenced genomes: rice (Goff et al., 2002), grape (Jaillon et al., 2007), maize (Schnable et al., 2009), cucumber (Huang et al., 2009), sorghum (Paterson et al., 2009), cacao (Argout et al., 2010), soybean (Huang et al., 2010), apple (Velasco et al., 2010), cabbage (Wang et al., 2011a), strawberry (Shulaev et al., 2011), turnip (Wang et al., 2011b), potato (Xu et al., 2011), melon (Garcia-Mas et al., 2012), banana (D'Hont et al., 2012), tomato (The Tomato Genome Consortium, 2012), barley (Mayer et al., 2012), plum (Zhang et al., 2012), pear (Wu et al., 2013), watermelon (Guo et al., 2013), orange (Xu et al., 2013), peach (The International Peach Genome Initiative et al., 2013), beet (Juliane et al., 2013), chickpea (Varshney et al., 2013), cotton (Li et al., 2014), pepper (Kim et al., 2014), carrot (Iorizzo et al., 2016).

форма с базовым набором, состоящим из семи протохромосом. Согласно первой модели, геном общего диплоидного предка сначала подвергся гексаплоидизации ($n = 21$; γ -событие), затем у предка современного арабидопсиса был еще дважды дублирован (α - и β -события), у предка тополя – однократно дублирован (β -событие), а у предка винограда дубликациям более не подвергался. При этом современные арабидопсис, тополь и виноград полиплоидами уже не являются, так как в ходе дальнейшей эволюции в геномах их предков происходили многочисленные слияния и транслокации хромосом. Согласно второй модели, геномы перечисленных двудольных растений произошли от тетраплоидного предкового генома ($n = 14$; γ -событие), который в ходе дальнейшей эволюции

подвергался дубликациям (α - и β -события), образуя предковые формы арабидопсиса, тополя и винограда, и, как и в первом сценарии, в геномах их предков происходили дальнейшие многочисленные слияния и транслокации хромосом, что в итоге привело к образованию современных диплоидных геномов арабидопсиса, тополя и винограда (Salse et al., 2009).

Таким образом, на основе сравнительных исследований данных полногеномного секвенирования стало возможным восстановить порядок событий, в результате которых образовались геномы современных одно- и двудольных (Salse et al., 2009; Abrouk et al., 2010). Дубликация генома дает ряд преимуществ, таких как увеличение дозы гена (что в отдельных случаях может иметь адаптивное значе-

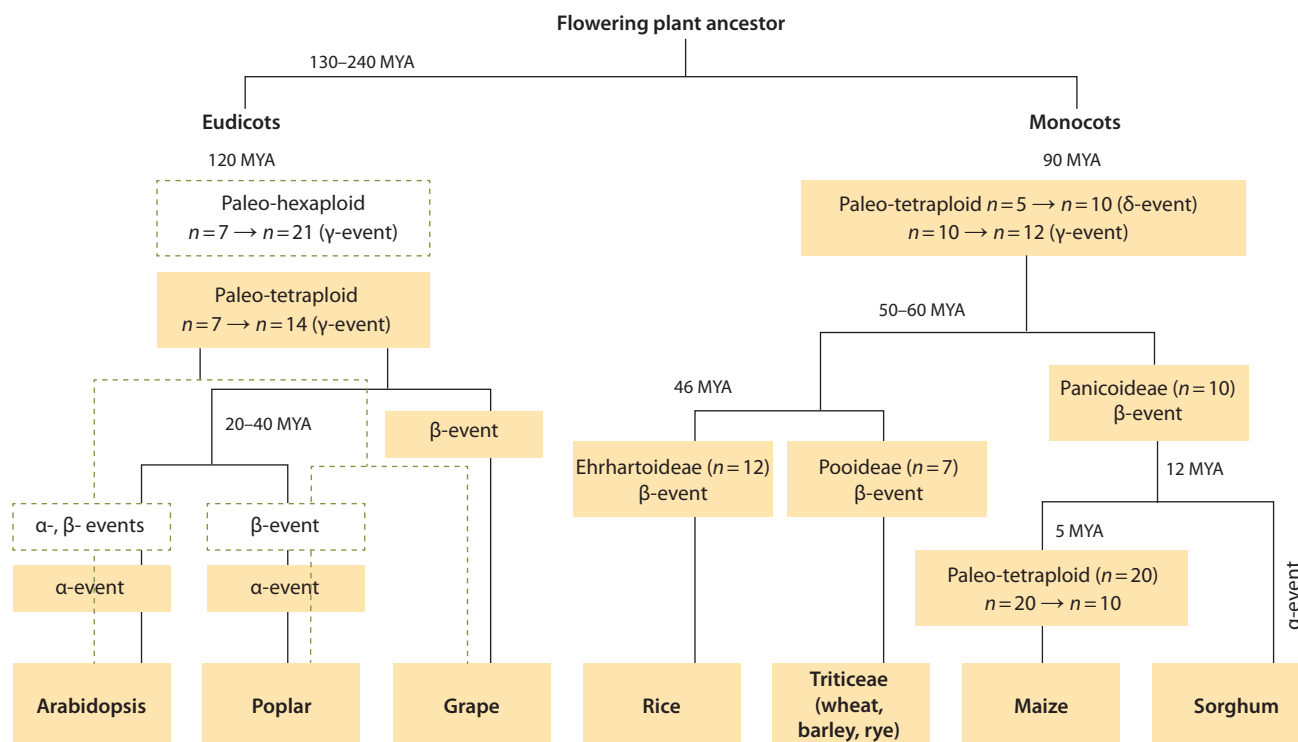


Fig. 2. Hypothetical order of events (by Salse et al., 2009) resulting in the formation of modern monocot and dicot species genomes, reconstructed by comparing the whole genome sequences of *Arabidopsis*, poplar, grape, rice, maize, sorghum and barley.

ние), «межгеномный гетерозис» (за счет сочетания разных гомеоаллелей в полиплоидном ядре), а также приобретение генами новых функций (Jiao et al., 2014). Известно, что полиплоидные формы чаще встречаются в районах с неблагоприятным климатом (Першина, 2009; Ekimova et al., 2012). Полиплоидизация сыграла значительную роль в формировании огромного разнообразия растений, а также их высокого адаптивного потенциала.

Транскрипция гомеологичных генов в аллополиплоидных геномах

Экспрессия генов у аллополиплоидных видов может претерпевать изменения по сравнению с экспрессией их у диплоидных доноров в связи с необходимостью нормализации уровня экспрессии. Высокий уровень экспрессии вследствие возрастания дозы гена при полиплоидизации может в некоторых случаях приводить к нарушениям в развитии растений (Chen, 2007). Однако изменения в экспрессии генов у аллополиплоидов по сравнению с диплоидными родителями необязательно связаны с умножением числа копий генов и необходимостью нормализации уровня экспрессии. Например, было выявлено, что у межвидовых гибридов (Reeder, 1985; Chen, Pikaard, 1997) транскрипция генов рРНК одного родительского вида доминирует над другим видом (феномен ядрышкового доминирования). В основе ядрышкового доминирования лежат конкуренция между генами рРНК, имеющими неравное число энхансерных элементов, неспособность ключевого фактора транскрипции узнавать промоторы генов другого вида (Reeder, 1985), а также эпигенетические механизмы

(Preuss et al., 2008). Таким образом, в основе изменения экспрессии генов у аллополиплоидов могут лежать иные причины, чем необходимость нормализации уровня экспрессии. Это могут быть и дисбаланс энхансеров, и видоспецифичность транскрипционных факторов, а также дисбаланс малой РНК (Ha et al., 2009).

Широкомасштабные исследования экспрессии генов у искусственно созданных аллотетраплоидов (Wang et al., 2006; Rapp et al., 2009) и аллогексаплоидов (Pumphrey et al., 2009) показали, что транскрипционное доминирование (явление, при котором транскрипция генов одного родительского вида доминирует над генами другого вида при объединении различных геномов в одном ядре) может иметь место как при наблюдаемой неаддитивной² (Wang et al., 2006; Pumphrey et al., 2009), так и при аддитивной экспрессии генов у аллополиплоидов (Rapp et al., 2009). При изучении тетраплоидного арабидопсиса установлено, что аллополиплоидизация сопровождается неслучайными изменениями паттернов метилирования генов, приводящими к изменению уровня транскрипции по сравнению с генами диплоидных родительских форм вплоть до полного подавления экспрессии генов (Madlung et al., 2002).

Исследование транскрипции отдельных гомеологичных копий генов позволило оценить, насколько распространено полное подавление транскрипции отдельных гомеологов у вновь созданных синтетических: около 0.4 % генов у тетраплоидов арабидопсиса (Comai et al., 2000), 1–5 % у

² При неаддитивной экспрессии суммарный уровень у гибрида не равен среднему значению уровней экспрессии у родителей.

тетраплоидов пшеницы (Kashkush et al., 2002) – и у естественных: около 30 % генов у мягкой пшеницы (Bottley et al., 2006) аллополиплоидов. Полное или частичное подавление экспрессии затрагивает до 49 % генов пшеницы (Pont et al., 2011).

Несмотря на то что для некоторых генов в аллополиплоидных геномах наблюдается супрессия отдельных гомеологических копий, для большинства генов (70–99 %) характерна коэкспрессия всех гомеологов (Comai et al., 2000; Kashkush et al., 2002; Bottley et al., 2006). Это свидетельствует о том, что при дупликации генетических систем в одном геноме в результате аллополиплоидизации возможна их согласованная работа, которая не приводит к инактивации одной из копий или к изменению паттернов экспрессии гомеологических генов, причем одни гены могут быть случайным образом инактивированы в одном из субгеномов, другие – в другом.

Одинаковая экспрессия гомеологических копий наблюдалась для целого ряда генов гексаплоидной пшеницы. Так, R. Morimoto и сотрудники (2005) изучили три гомеологических локуса гена *Wknox-1* пшеницы, который является гомологом гомеобоксного гена *knotted1*, функционирующего в апикальной меристеме побегов арабидопсиса. Наблюдалась одинаковая экспрессия всех трех гомеологов *Wknox-1*. Также выявлено, что в проростках пшеницы одинаково экспрессируются три гомеологические копии гена *F3h-1*, кодирующего ключевой фермент биосинтеза флавоноидных пигментов (Khlestkina et al., 2008). В условиях солевого стресса паттерны экспрессии изменялись по сравнению с контролем, при этом для трех копий наблюдались одинаковые изменения (Shoeva, Khlestkina, 2015).

N. Shitsukawa и коллеги (2007) изучили экспрессию генов *WSEP* и *WLHS-1* пшеницы из класса генов E MADS box, контролирующих развитие цветка у растений. Для трех гомеологов *WSEP* выявлены сходные уровни экспрессии, тогда как экспрессия гомеологов *WLHS-1* различалась. Копия *WLHS-1* из генома В транскрибировалась на очень низком уровне по сравнению с копиями из геномов А и D. Причины, лежащие в основе функциональной дивергенции трех гомеологов, различны. В-геномная копия *WLHS-1* проявляет слабую активность вследствие подавления транскрипции, связанного с метилированием цитозинового остатков (эпигенетический механизм). В то же время А-геномная копия, хотя и транскрибируется, функционально активного белкового продукта не производит из-за инсерции в районе, кодирующем функциональный домен (генетический механизм). Таким образом, *WLHS-1* в геноме D является, по сути, единственной функционально активной копией данного гена у пшеницы (Shitsukawa et al., 2007).

У пшеницы были описаны и другие случаи, при которых наблюдался различный уровень транскрипции коэкспрессирующихся гомеологических генов. При изучении экспрессии структурного гена биосинтеза гиббереллинов *GA20ox-1* в развивающемся зерне пшеницы N.E. Appleford с сотрудниками (2006) наблюдали пониженный уровень транскрипции В-геномной копии этого гена по сравнению с *GA20ox-1* из геномов А и D. T. Nomura и коллеги (2005) исследовали экспрессию структурного гена биосинтеза

бензоксазинонов *TaBx* в корнях и побегах пшеницы. Три гомеолога *TaBx* экспрессировались на разном уровне в различных тканях. R. Kikuchi и сотрудники (2008) изучили экспрессию трех гомеологических локусов *WFT* пшеницы, которые являются гомологами последовательности гена *FT* арабидопсиса, влияющего на сроки цветения, и показали, что ген *WFT* в геноме В транскрибируется более интенсивно по сравнению с двумя другими гомеологами. Наличие дополнительных копий одного и того же гена у полиплоидов создает дополнительные адаптивные возможности. Например, влияющие на развитие пшеницы гены *VRN-1* (vernalization sensitivity – чувствительность к яровизации) демонстрируют согласованный аддитивный характер экспрессии различных гомеологов при доминировании одного из них, при этом суммарный уровень транскрипции варьирует в зависимости от того, какой гомеолог доминирует (Loukioianov et al., 2005; Shcherban et al., 2013). Эти механизмы лежат в основе широкой изменчивости пшеницы по такому важному адаптивному признаку, как срок колошения.

Три гомеологические копии гена *Chi*, кодирующего один из ключевых ферментов биосинтеза флавоноидных соединений, по-разному экспрессировались в корнях пшеницы в ответ на солевой стресс: экспрессия *Chi-D1* усиливалась, также наблюдалось небольшое увеличение мРНК *Chi-A1*, тогда как транскрипта *Chi-B1* выявлено не было (Shoeva et al., 2014). D. Zhang с коллегами (2015) изучили экспрессию трех копий гена *GASR7*, связанного с определением длины зерна пшеницы. Основной вклад в общий уровень экспрессии вносила В-геномная копия этого гена. Сниженный уровень транскрипции А-геномной копии объясняется наличием малых интерферирующих РНК, специфичных для *pTaGASR7A*, D-геномной копии – повышенным уровнем метилирования ее промотора (Zhang et al., 2015).

Таким образом, исследования экспрессии генов у аллополиплоидной пшеницы показали, что в некоторых случаях уровни транскрипции коэкспрессирующихся гомеологических генов могут быть сходными (Morimoto et al., 2005; Shitsukawa et al., 2007; Khlestkina et al., 2008; Shoeva, Khlestkina, 2015), а в других случаях могут отличаться (Nomura et al., 2005; Appleford et al., 2006; Shitsukawa et al., 2007; Shoeva et al., 2014; Zhang et al., 2015). Причем различия в функциональности гомеологических генов могут быть не только следствием полиплоидизации (Shitsukawa et al., 2007). Функциональная дивергенция может возникнуть еще на уровне диплоидных предков (Nomura et al., 2005). Так, N. Shitsukawa с коллегами (2007) при сравнении генов *WLHS-A1* у ди-, тетра- и гексаплоидной пшеницы сделали вывод о том, что ген потерял свою функциональность в результате аллополиплоидизации. Между тем уровни экспрессии гомеологических генов *TaBx* у тетраплоидной пшеницы и диплоидных сородичей отличались друг от друга в том же соотношении, что и у гексаплоидной пшеницы. Это свидетельствует о том, что неравная экспрессия гомеологов *TaBx* закрепилась еще на уровне диплоидных предков и в таком виде сохранилась и после аллополиплоидизации (Nomura et al., 2005). При изучении дивергенции гена *Lr34* у пшеницы и ее диплоидных предков было показано, что этот важный

ген сформировался на полиплоидном уровне в D-геноме гексаплоидной пшеницы в результате всего двух мутаций в кодирующей части гена (Krattinger et al., 2011; Shcherban et al., 2016). При этом A-геномный гомеолог был инактивирован инсерцией транспозона еще у диплоидного предка этого генома, а B-геномная копия сохранила функцию, отличную от функции гена в геноме D.

Таким образом, в результате аллополиплоидизации геном растений претерпевает значительные генетические и эпигенетические изменения, которые способствуют коадаптации разных геномов в одном ядре. Однако различия, наблюдаемые между гомеологичными генами, локализованными в разных субгеномах, могут быть следствием как аллополиплоидизации, так и дивергенции, предшествующей объединению геномов диплоидных предков. При этом изменения отдельных копий могут не только затрагивать структуру кодирующей части гена или регуляторных областей, но и касаться эпигенетической регуляции экспрессии гена (статус метилирования промоторной области или наличие копий-специфичных малых интерферирующих РНК).

Acknowledgments

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project 16-04-00912, and the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Integrated Project II.2P «Integration and Development», program «Molecular and Cell Biology», project 0324-2015-0016.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Abrouk M., Murat F., Pont C., Messing J., Jackson S., Faraut T., Tannier E., Plomion C., Cooke R., Feuillet C., Salse J. Palaeogenomics of plants: synteny-based modelling of extinct ancestors. *Trends Plant Sci.* 2010;15:479-487.
- Al-Kaff N., Knight E., Bertin I., Foote T., Hart N., Griffiths S., Moore G. Detailed dissection of the chromosomal region containing the Ph1 locus in wheat *Triticum aestivum*: with deletion mutants and expression profiling. *Ann. Bot.* 2008;101:863-872.
- Appleford N.E., Evans D.J., Lenton J.R., Gaskin P., Croker S.J., Devos K.M., Phillips A.L., Hedden P. Function and transcript analysis of gibberellin-biosynthetic enzymes in wheat. *Planta.* 2006;223:568-582.
- Argout X., Salse J., Aury J.M., Guiltinan M.J., Droc G., Gouzy J., Allegre M., Chaparro C., Legavre T., Maximova S.N., Abrouk M., Murat F., Fouet O., Poulain J., Ruiz M., Roguet Y., Rodier-Goud M., Barbosa-Neto J.F., Sabot F., Kudrna D., Ammiraju J.S., Schuster S.C., Carlson J.E., Sallet E., Schiex T., Dievart A., Kramer M., Gelley L., Shi Z., Bérard A., Viot C., Boccara M., Risterucci A.M., Guignon V., Sabau X., Axtell M.J., Ma Z., Zhang Y., Brown S., Bourge M., Golser W., Song X., Clement D., Rivallan R., Tahi M., Akaza J.M., Pitollat B., Gramacho K., D'Hont A., Brunel D., Infante D., Kebe I., Costet P., Wing R., McCombie W.R., Guiderdoni E., Quetier F., Panaud O., Wincker P., Bocs S., Lanaud C. The genome of theobroma cacao. *Nat. Gen.* 2010;43(2):101-108. DOI 10.1038/ng.736.
- Bottley A., Xia G.M., Koebner R.M. Homoeologous gene silencing in hexaploid wheat. *Plant J.* 2006;47:897-906.
- Chen Z.J. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2007;58:377-406.
- Chen Z.J., Pikaard C.S. Transcriptional analysis of nucleolar dominance in polyploid plants: biased expression/silencing of progenitor rRNA genes is developmentally regulated in Brassica. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1997;94:3442-3447.
- Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants. *Plant Mol. Biol.* 2000;43:387-399.
- D'Hont A., Denoeud F., Aury J.M., Baurens F.C., Carreel F., Garsmeur O., Noel B., Bocs S., Droc G., Rouard M., Da Silva C., Jabbari K., Cardi C., Poulain J., Souquet M., Labadie K., Jourda C., Lengellé J., Rodier-Goud M., Alberti A., Bernard M., Correa M., Ayyampalayam S., Mckain M.R., Leebens-Mack J., Burgess D., Freeling M., Mbéguié-A-Mbéguié D., Chabannes M., Wicker T., Panaud O., Barbosa J., Hribova E., Heslop-Harrison P., Habas R., Rivallan R., Francois P., Poirion C., Kilian A., Burthia D., Jenny C., Bakry F., Brown S., Guignon V., Kema G., Dita M., Waalwijk C., Joseph S., Dievart A., Jaillon O., Leclercq J., Argout X., Lyons E., Almeida A., Jeridi M., Dolezel J., Roux N., Risterucci A.M., Weissenbach J., Ruiz M., Glaszmann J.C., Quétier F., Yahiaoui N., Wincker P. The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants. *Nature.* 2012;488(7410):213-217. DOI 10.1038/nature11241.
- Dohm J.C., Minoche A.E., Holtgräwe D., Capella-Gutiérrez S., Zakrzewski F., Tafer H., Rupp O., Sörensen T.R., Stracke R., Reinhardt R., Goesmann A., Kraft T., Schulz B., Stadler P.F., Schmidt T., Gabaldón T., Leirach H., Weisshaar B., Himmelbauer H. The genome of the recently domesticated crop plant sugar beet (*Beta vulgaris*). *Nature.* 2013;505(7484):546-549. DOI 10.1038/nature12817.
- Ekimova N.V., Muratova E.N., Silkin P.P. The role of polyploidy in adaptation and settling of steppe shrubs in Central Asia. *Russian Journal Genetics: Applied Research.* 2012;2:105-109.
- Garcia-Mas J., Benjak A., Sanseverino W., Bourgeois M., Mir G., González V.M., Hénaff E., Câmara F., Cozzuto L., Lowy E., Alioto T., Capella-Gutiérrez S., Blanca J., Cañizares J., Ziaresolo P., Gonzalez-Ibeas D., Rodríguez-Moreno L., Droege M., Du L., Alvarez-Tejedo M., Lorente-Galdos B., Melé M., Yang L., Weng Y., Navarro A., Marques-Bonet T., Aranda M.A., Nuez F., Picó B., Gabaldón T., Roma G., Guigó R., Casacuberta J.M., Arús P., Puigdomènech P. The genome of melon (*Cucumis melo* L.). *PNAS.* 2012;109(29):11872-11877. DOI 10.1073/pnas.1205415109.
- Goff S.A., Ricke D., Lan T.H., Presting G., Wang R., Dunn M., Glazebrook J., Sessions A., Oeller P., Varma H., Hadley D., Hutchison D., Martin C., Katagiri F., Lange B.M., Moughamer T., Xia Y., Budworth P., Zhong J., Miguel T., Paszkowski U., Zhang S., Colbert M., Sun W.L., Chen L., Cooper B., Park S., Wood T.C., Mao L., Quail P., Wing R., Dean R., Yu Y., Zharkikh A., Shen R., Sahasrabudhe S., Thomas A., Cannings R., Gutin A., Pruss D., Reid J., Tavtigian S., Mitchell J., Eldredge G., Scholl T., Miller R.M., Bhatnagar S., Adey N., Rubano T., Tusneem N., Robinson R., Feldhaus J., Macalma T., Oliphant A., Briggs S. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. japonica). *Science (New York).* 2002; 296(5565): 92-100.
- Griffiths S., Sharp R., Foote T.N., Bertin I., Wanous M., Reader S., Colas I., Moore G. Molecular characterization of *Ph1* as a major chromosome pairing locus in polyploid wheat. *Nature.* 2006;439:749-752.
- Guo S., Zhang J., Sun H., Salse J., Lucas W.J., Zhang H., Zheng Y., Mao L., Ren Y., Wang Z., Min J., Guo X., Murat F., Ham B.K., Zhang Z., Gao S., Huang M., Xu Y., Zhong S., Bombarely A., Mueller L.A., Zhao H., He H., Zhang Y., Zhang Z., Huang S., Tan T., Pang E., Lin K., Hu Q., Kuang H., Ni P., Wang B., Liu J., Kou Q., Hou W., Zou X., Jiang J., Gong G., Klee K., Schoof H., Huang Y., Hu X., Dong S., Liang D., Wang J., Wu K., Xia Y., Zhao X., Zheng Z., Xing M., Liang X., Huang B., Lv T., Wang J., Yin Y., Yi H., Li R., Wu M., Levi A., Zhang X., Giovannoni J.J., Wang J., Li Y., Fei Z., Xu Y. The draft genome of watermelon (*Citrullus lanatus*) and resequencing of 20 diverse accessions. *Nature Gen.* 2013;45:51-58. DOI 10.1038/ng.2470.
- Ha M., Lu J., Tian L., Ramachandran V., Kasschau K.D., Chapman E.J., Carrington J.C., Chen X., Wang X.J., Chen Z.J. Small RNAs serve

- as a genetic buffer against genomic shock in Arabidopsis interspecific hybrids and allopolyploids. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2009; 106(42):17835-17840. DOI 10.1073/pnas.0907003106.
- Huang S., Li R., Zhang Z., Li L., Gu X., Fan W., Lucas W.J., Wang X., Xie B., Ni P., Ren Y., Zhu H., Li J., Lin K., Jin W., Fei Z., Li G., Staub J., Kilian A., van der Vossen E.A., Wu Y., Guo J., He J., Jia Z., Ren Y., Tian G., Lu Y., Ruan J., Qian W., Wang M., Huang Q., Li B., Xuan Z., Cao J., Asan, Wu Z., Zhang J., Cai Q., Bai Y., Zhao B., Han Y., Li Y., Li X., Wang S., Shi Q., Liu S., Cho W.K., Kim J.Y., Xu Y., Heller-Uszynska K., Miao H., Cheng Z., Zhang S., Wu J., Yang Y., Kang H., Li M., Liang H., Ren X., Shi Z., Wen M., Jian M., Yang H., Zhang G., Yang Z., Chen R., Liu S., Li J., Ma L., Liu H., Zhou Y., Zhao J., Fang X., Li G., Fang L., Li Y., Liu D., Zheng H., Zhang Y., Qin N., Li Z., Yang G., Yang S., Bolund L., Kristiansen K., Zheng H., Li S., Zhang X., Yang H., Wang J., Sun R., Zhang B., Jiang S., Wang J., Du Y., Li S. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L. *Nature Gen.* 2009;41(12):1275-1281. DOI 10.1038/ng.475.
- Iorizzo M., Ellison S., Senalik D., Zeng P., Satapoomin P., Huang J., Bowman M., Iovene M., Sanseverino W., Cavagnaro P., Yildiz M., Macko-Podgórní A., Moranska E., Grzebelus E., Grzebelus D., Ashrafi H., Zheng Z., Cheng S., Spooner D., Van Deynze A., Simon P. A high-quality carrot genome assembly provides new insights into carotenoid accumulation and asterid genome evolution. *Nature Gen.* 2016;48(6):657-666. DOI 10.1038/ng.3565.
- Jailon O., Aury J.M., Noel B., Policriti A., Clepet C., Casagrande A., Choise N., Aubourg S., Vitulo N., Jubin C., Vezzi A., Legeai F., Huguency P., Dasilva C., Horner D., Mica E., Jublot D., Poulain J., Bruyère C., Billault A., Segurens B., Gouyvenoux M., Ugarte E., Cattonaro F., Anthouard V., Vico V., Del Fabbro C., Alaux M., Di Gasparo G., Dumas V., Felice N., Paillard S., Juman I., Moroldo M., Scalabrin S., Canaguier A., Le Clainche I., Malacrida G., Durand E., Pesole G., Laucou V., Chatelet P., Merdinoglu D., Delledonne M., Pezzotti M., Lecharny A., Scarpelli C., Artiguenave F., Pè M.E., Valle G., Morgante M., Caboche M., Adam-Blondon A.F., Weissenbach J., Quétier F., Wincker P. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature*. 2007;449(7161):463-467.
- Jiao Y., Paterson A.H. Polyploidy-associated genome modifications during land plant evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biol. Sci.* 2014;369(1648):20130355.
- Kashkush K., Feldman M., Levy A.A. Gene loss, silencing and activation in a newly synthesized wheat allotetraploid. *Genetics*. 2002; 160:1651-1659.
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Salina E.A. Relationship between homoeologous regulatory and structural genes in allopolyploid genome - a case study in bread wheat. *BMC Plant Biol.* 2008;8:88.
- Kikuchi R., Kawahigashi H., Handa H. The floral integrator WFT in wheat: expression profiles of three homoeologous genes. *Proc. 11th Intern. Wheat Gen. Symp. Brisbane*. 2008:271.
- Kim S., Park M., Yeom S.I., Kim Y.M., Lee J.M., Lee H.A., Seo E., Choi J., Cheong K., Kim K.T., Jung K., Lee G.W., Oh S.K., Bae C., Kim S.B., Lee H.Y., Kim S.Y., Kim M.S., Kang B.C., Jo Y.D., Yang H.B., Jeong H.J., Kang W.H., Kwon J.K., Shin C., Lim J.Y., Park J.H., Huh J.H., Kim J.S., Kim B.D., Cohen O., Paran I., Suh M.C., Lee S.B., Kim Y.K., Shin Y., Noh S.J., Park J., Seo Y.S., Kwon S.Y., Kim H.A., Park J.M., Kim H.J., Choi S.B., Bosland P.W., Reeves G., Jo S.H., Lee B.W., Cho H.T., Choi H.S., Lee M.S., Yu Y., Do Choi Y., Park B.S., van Deynze A., Ashrafi H., Hill T., Kim W.T., Pai H.S., Ahn H.K., Yeom I., Giovannoni J.J., Rose J.K., Sørensen I., Lee S.J., Kim R.W., Choi I.Y., Choi B.S., Lim J.S., Lee Y.H., Choi D. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in Capsicum species. *Nature Gen.* 2014;46(3):270-278. DOI 10.1038/ng.2877.
- Krattinger S.G., Lagudah E.S., Wicker T., Risk J.M., Ashton A.R., Selter L.L., Matsumoto T., Keller B. *Lr34* multi-pathogen resistance ABC transporter: molecular analysis of homoeologous and orthologous genes in hexaploid wheat and other grass species. *Plant J.* 2011; 65:392-403.
- Li F., Fan G., Wang K., Sun F., Yuan Y., Song G., Li Q., Ma Z., Lu C., Zou C., Chen W., Liang X., Shang H., Liu W., Shi C., Xiao G., Gou C., Ye W., Xu X., Zhang X., Wei H., Li Z., Zhang G., Wang J., Liu K., Kohel R.J., Percy R.G., Yu J.Z., Zhu Y.X., Wang J., Yu S. Genome sequence of the cultivated cotton *Gossypium arboreum*. *Nature Gen.* 2014;46(6):567-572. DOI 10.1038/ng.2987.
- Loukoianov A., Yan L., Blechi A., Sanchez A., Dubcovsky J. Regulation of *VrN-1* vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat. *Plant Physiol.* 2005;138:2364-2373.
- Ma X.F., Gustafson J.P. Allopolyploidization-accommodated genomic sequence changes in triticale. *Ann. Bot. (Lond.)*. 2008;101:825-832.
- Madlung A., Masuelli R.W., Watson B., Reynolds S.H., Davison J., Comai L. Remodeling of DNA methylation and phenotypic and transcriptional changes in synthetic Arabidopsis allotetraploids. *Plant Physiol.* 2002;129:733-746.
- Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science*. 1994;264:421-424.
- Mayer K.F., Waugh R., Brown J.W., Schulman A., Langridge P., Platzer M., Fincher G.B., Muehlbauer G.J., Sato K., Close T.J., Wise R.P., Stein N. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome. *Nature*. 2012;491(7426):711-716.
- Morimoto R., Kosugi T., Nakamura C., Takumi S. Intragenic diversity and functional conservation of the three homoeologous loci of the KN1-type homeobox gene *Wknox1* in common wheat. *Plant Mol. Biol.* 2005;57:907-924.
- Nomura T., Ishihara A., Yanagita R.C., Endo T.R., Iwamura H. Three genomes differentially contribute to the biosynthesis of benzoxazinones in hexaploid wheat. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2005;102: 16490-16495.
- Ozkan H., Levy A.A., Feldman M. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat *Aegilops-Triticum* group. *Plant Cell*. 2001;13:1735-1747.
- Paterson A., Bowers J., Bruggmann R., Dubchak I., Grimwood J., Gundlach H., Haberer G., Hellsten U., Mitros T., Poliakov A., Schmutz J., Spannagl M., Tang H., Wang X., Wicker T., Bharti A.K., Chapman J., Feltus F.A., Gowik U., Grigoriev I.V., Lyons E., Maher C.A., Martis M., Narechania A., Otillar R.P., Penning B.W., Salamov A.A., Wang Y., Zhang L., Carpita N.C., Freeling M., Gingle A.R., Hash C.T., Keller B., Klein P., Kresovich S., McCann M.C., Ming R., Peterson D.G., Mehboob-ur-Rahman, Ware D., Westhoff P., Mayer K.F., Messing J., Rokhsar D.S. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. *Nature*. 2009;457(7229):551-556. DOI 10.1038/nature07723.
- Pershina L.A. On the role of wide hybridization and polyploidy in plants' evolution. *Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2009;13:336-344. (in Russian)
- Pestsova E.G., Goncharov N.P., Salina E.A. Elimination of a tandem repeat of telomeric heterochromatin during the evolution of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97:1380-1386.
- Pont C., Murat F., Confolent C., Balzergue S., Salse J. RNA-seq in grain unveils fate of neo- and paleopolyploidization events in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). RNA-seq in grain unveils fate of neo- and paleopolyploidization events in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Gen. Biol.* 2011;12:R119. DOI 10.1186/gb-2011-12-12-r119.
- Preuss S.B., Costa-Nunes P., Tucker S., Pontes O., Lawrence R.J., Mosher R., Kasschau K.D., Carrington J.C., Baulcombe D.C., Viegas W., Pikaard C.S. Multi-megabase silencing in nucleolar dominance results from siRNA-directed de novo DNA methylation recognized by specific methylcytosine binding proteins. *Mol. Cell*. 2008;32(5):673-684. DOI 10.1016/j.molcel.2008.11.009.
- Pumphrey M., Bai J., Laudencia-Chingcuanco D., Anderson O., Gill B.S. Nonadditive expression of homoeologous genes is established upon polyploidization in hexaploid wheat. *Genetics*. 2009; 181:1147-1157.
- Rapp R.A., Udall J.A., Wendel J.F. Genomic expression dominance in allopolyploids. *BMC Biol.* 2009;7:18.
- Reeder R.H. Mechanisms of nucleolar dominance in animals and plants. *J. Cell Biol.* 1985;101:2013-2016.

- Salina E.A., Numerova O.M., Ozkan H., Feldman M. Alterations in subtelomeric tandem repeats during early stages of allopolyploidy in wheat. *Genome*. 2004;47:860-867.
- Salse J., Abrouk M., Bolot S., Guilhot N., Courcelle E., Faraut T., Waugh R., Close T.J., Messing J., Feuillet C. Reconstruction of monotelodoneous proto-chromosomes reveals faster evolution in plants than in animals. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2009;106(35):14908-14913.
- Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., Ma J., Mitros T., Nelson W., Hyten D.L., Song Q., Thelen J.J., Cheng J., Xu D., Hellsten U., May G.D., Yu Y., Sakurai T., Umezawa T., Bhattacharyya M.K., Sandhu D., Valliyodan B., Lindquist E., Peto M., Grant D., Shu S., Goodstein D., Barry K., Futrell-Griggs M., Abernathy B., Du J., Tian X., Zhu L., Gill N., Joshi T., Libault M., Sethuraman A., Zhang Z.C., Shinozaki K., Nguyen H.T., Wing R.A., Cregan P., Specht J., Grimwood J., Rokhsar D., Stacey G., Shoemaker R.C., Jackson S.A. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*. 2010;463(12):178-183. DOI 10.1038/nature08670.
- Schnable P.S., Ware D., Fulton R.S., Stein J.C., Wei F., Pasternak S., Liang C., Zhang J., Fulton L., Graves T.A., Minx P., Reily A.D., Courtney L., Kruchowski S.S., Tomlinson C., Strong C., Delhaunty K., Fronick C., Courtney B., Rock S.M., Belter E., Du F., Kim K., Abbott R.M., Cotton M., Levy A., Marchetto P., Ochoa K., Jackson S.M., Gillam B., Chen W., Yan L., Higinbotham J., Cardenas M., Waligorski J., Applebaum E., Phelps L., Falcone J., Kanchi K., Thane T., Scimone A., Thane N., Henke J., Wang T., Ruppert J., Shah N., Rotter K., Hodges J., Ingenthron E., Cordes M., Kohlberg S., Sgro J., Delgado B., Mead K., Chinwalla A., Leonard S., Crouse K., Collura K., Kudrna D., Currie J., He R., Angelova A., Rajasekar S., Mueller T., Lomeli R., Scara G., Ko A., Delaney K., Wissotski M., Lopez G., Campos D., Braidotti M., Ashley E., Golsen W., Kim H., Lee S., Lin J., Dujmic Z., Kim W., Talag J., Zuccolo A., Fan C., Sebastian A., Kramer M., Spiegel L., Nascimento L., Zutavern T., Miller B., Ambrose C., Muller S., Spooner W., Narechania A., Ren L., Wei S., Kumari S., Faga B., Levy M.J., McMahon L., Van Buren P., Vaughn M.W., Ying K., Yeh C.T., Emrich S.J., Jia Y., Kalyanaraman A., Hsia A.P., Barbazuk W.B., Baucom R.S., Brutnell T.P., Carpita N.C., Chaparro C., Chia J.M., Deragon J.M., Estill J.C., Fu Y., Jeddellah J.A., Han Y., Lee H., Li P., Lisch D.R., Liu S., Liu Z., Nagel D.H., McCann M.C., SanMiguel P., Myers A.M., Nettleton D., Nguyen J., Penning B.W., Ponnala L., Schneider K.L., Schwartz D.C., Sharma A., Soderlund C., Springer N.M., Sun Q., Wang H., Waterman M., Westerman R., Wolfgruber T.K., Yang L., Yu Y., Zhang L., Zhou S., Zhu Q., Bennetzen J.L., Dawe R.K., Jiang J., Jiang N., Presting G.G., Wessler S.R., Aluru S., Martienssen R.A., Clifton S.W., McCombie W.R., Wing R.A., Wilson R.K. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science (N.Y.)*. 2009;326(5956):1112-1115.
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat. *Missouri Agr. Expt. Sta. Res. Bull.* 1954;572:1-59.
- Shcherban A.B. The reorganization of plant genomes during allopolyploidisation. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(2):277-285. (in Russian)
- Shcherban A.B., Khlestkina E.K., Efremova T.T., Salina E.A. The effect of two differentially expressed wheat *VRN-B1* alleles on the heading time is associated with structural variation in the first intron. *Genetica*. 2013;141:133-141. DOI 10.1007/s10709-013-9712-y.
- Shcherban A.B., Kochieva E.Z., Salina E.A. Diversification of the homoeologous *Lr34* sequences in polyploid wheat species and their diploid progenitors. *J. Mol. Evol.* 2016;82(6):291-302. DOI 10.1007/s00239-016-9748-6.
- Shitsukawa N., Tahira C., Kassai K., Hirabayashi C., Shimizu T., Takumi S., Mochida K., Kawaura K., Oghihara Y., Murai K. Genetic and epigenetic alteration among three homoeologous genes of a class E MADS box gene in hexaploid wheat. *Plant Cell*. 2007;19:1723-1737.
- Shoeva O.Yu., Khlestkina E.K. Differently expressed 'early' flavonoid biosynthesis genes become to be co-regulated under salinity stress. *Cereal. Res. Commun.* 2015;43(4):537-543. DOI http://dx.doi.org/10.1556/0806.43.2015.025.
- Shoeva O.Yu., Khlestkina E.K., Berges H., Salina E.A. The homoeologous genes encoding chalcone-flavanone isomerase in *Triticum aestivum* L.: structural characterization and expression in different parts of wheat plant. *Gene*. 2014;538:334-341.
- Shulaev V., Sargent D.J., Crowhurst R.N., Mockler T.C., Folkerts O., Delcher A.L., Jaiswal P., Mockaitis K., Liston A., Mane S.P., Burns P., Davis T.M., Slovin J.P., Bassil N., Hellens R.P., Evans C., Harkins T., Kodira C., Desany B., Crasta O.R., Jensen R.V., Allan A.C., Michael T.P., Setubal J.C., Celton J.M., Rees D.J., Williams K.P., Holt S.H., Ruiz Rojas J.J., Chatterjee M., Liu B., Silva H., Meisel L., Adato A., Filichkin S.A., Troggio M., Viola R., Ashman T.L., Wang H., Dharmawardhana P., Elser J., Raja R., Priest H.D., Bryant D.W. Jr, Fox S.E., Givan S.A., Wilhelm L.J., Naithani S., Christoffels A., Salama D.Y., Carter J., Lopez Girona E., Zdepski A., Wang W., Kerstetter R.A., Schwab W., Korban S.S., Davik J., Monfort A., Denoyes-Rothan B., Arus P., Mittler R., Flinn B., Aharoni A., Bennetzen J.L., Salzberg S.L., Dickerman A.W., Velasco R., Borodovsky M., Veilleux R.E., Foltá K.M. The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*). *Nature Gen.* 2011;43(2):109-116. DOI 10.1038/ng.740.
- Song K.M., Lu P., Tang K.L., Osborn T.C. Rapid genome changes in synthetic polyploids of Brassica and its implications for polyploidy evolution. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1995;92:7719-7723.
- The international Peach Genome Initiative, Verde I., Abbott A.G., Scalabrini S., Jung S., Shu S., Marroni F., Zhebentyayeva T., Detlori M.T., Grimwood J., Cattonaro F., Zuccolo A., Rossini L., Jenkins J., Vendramin E., Meisel L.A., Decroocq V., Sosinski B., Prochnik S., Mitros T., Policriti A., Cipriani G., Dondini L., Ficklin S., Goodstein D.M., Xuan P., Del Fabbro C., Aramini V., Copetti D., Gonzalez S., Horner D.S., Falchi R., Lucas S., Mica E., Maldonado J., Lazzari B., Bielenberg D., Pirona R., Miculan M., Barakat A., Testolin R., Stella A., Tartarini S., Tonutti P., Arús P., Orellana A., Wells C., Main D., Vizzotto G., Silva H., Salamini F., Schmutz J., Morgante M., Rokhsar D.S. The high-quality draft genome of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution. *Nature Gen.* 2013;45(5):487-494. DOI 10.1038/ng.2586.
- The Tomato Genome Consortium. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*. 2012;485(7400):635-641. DOI 10.1038/nature11119.
- Varshney R.K., Song C., Saxena R.K., Azam S., Yu S., Sharpe A.G., Cannon S., Baek J., Rosen B.D., Tar'an B., Millan T., Zhang X., Ramsay L.D., Iwata A., Wang Y., Nelson W., Farmer A.D., Gaur P.M., Soderlund C., Penmetsa R.V., Xu C., Bharti A.K., He W., Winter P., Zhao S., Hane J.K., Carrasquilla-Garcia N., Condie J.A., Upadhyaya H.D., Luo M.C., Thudi M., Gowda C.L., Singh N.P., Lichtenzveig J., Gali K.K., Rubio J., Nadarajan N., Dolezel J., Bansal K.C., Xu X., Edwards D., Zhang G., Kahl G., Gil J., Singh K.B., Datta S.K., Jackson S.A., Wang J., Cook D.R. Draft genome sequence of chickpea (*Cicer arietinum*) provides a resource for trait improvement. *Nature Biotechnol.* 2013;31:240-246. DOI 10.1038/nbt.2491.
- Velasco R., Zharkikh A., Affourtit J., Dhingra A., Cestaro A., Kalyanaraman A., Fontana P., Bhatnagar S., Troggio M., Pruss D., Salvi S., Pindo M., Baldi P., Castelletti S., Cavaiuolo M., Coppola G., Costa F., Cova V., Dal Ri A., Goremykin V., Komjanc M., Longhi S., Magnago P., Malacarne G., Malnoy M., Micheletti D., Moretto M., Perazzolli M., Si-Ammour A., Vezzulli S. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Nature Gen.* 2010;42(10):833-839. DOI 10.1038/ng.654.
- Wang J., Tian L., Lee H.S., Wei N.E., Jiang H., Watson B., Madlung A., Osborn T.C., Doerge R.W., Comai L., Chen Z.J. Genomewide non-additive gene regulation in Arabidopsis allotetraploids. *Genetics*. 2006;172:507-517.
- Wang X., Wang H., Wang J., Sun R., Wu J., Liu S., Bai Y., Mun J.H., Bancroft I., Cheng F., Huang S., Li X., Hua W., Wang J., Wang X., Freeling M., Pires J.C., Paterson A.H., Chalhoub B., Wang B., Hay-

- ward A., Sharpe A.G., Park B.S., Weisshaar B., Liu B., Li B., Liu B., Tong C., Song C., Duran C., Peng C., Geng C., Koh C., Lin C., Edwards D., Mu D., Shen D., Soumpourou E., Li F., Fraser F., Conant G., Lassalle G., King G.J., Bonnema G., Tang H., Wang H., Belcram H., Zhou H., Hirakawa H., Abe H., Guo H., Wang H., Jin H., Parkin I.A., Batley J., Kim J.S., Just J., Li J., Xu J., Deng J., Kim J.A., Li J., Yu J., Meng J., Wang J., Min J., Poulain J., Wang J., Hatakeyama K., Wu K., Wang L., Fang L., Trick M., Links M.G., Zhao M., Jin M., Ramchiary N., Drou N., Berkman P.J., Cai Q., Huang Q., Li R., Tabata S., Cheng S., Zhang S., Zhang S., Huang S., Sato S., Sun S., Kwon S.J., Choi S.R., Lee T.H., Fan W., Zhao X., Tan X., Xu X., Wang Y., Qiu Y., Yin Y., Li Y., Du Y., Liao Y., Lim Y., Narusaka Y., Wang Y., Wang Z., Li Z., Wang Z., Xiong Z., Zhang Z., Brassica rapa Genome Sequencing Project Consortium. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. Nature Gen. 2011a; 43:1035-1039. DOI 10.1038/ng.919.
- Wang X., Wang H., Wang J., Sun R., Wu J., Liu S., Bai Y., Mun J.H., Bancroft I., Cheng F., Huang S., Li X., Hua W., Wang J., Wang X., Freeling M., Pires J.C., Paterson A.H., Chalhou B., Wang B., Hayward A., Sharpe A.G., Park B.S., Weisshaar B., Liu B., Li B., Liu B., Tong C., Song C., Duran C., Peng C., Geng C., Koh C., Lin C., Edwards D., Mu D., Shen D., Soumpourou E., Li F., Fraser F., Conant G., Lassalle G., King G.J., Bonnema G., Tang H., Wang H., Belcram H., Zhou H., Hirakawa H., Abe H., Guo H., Wang H., Jin H., Parkin I.A., Batley J., Kim J.S., Just J., Li J., Xu J., Deng J., Kim J.A., Li J., Yu J., Meng J., Wang J., Min J., Poulain J., Wang J., Hatakeyama K., Wu K., Wang L., Fang L., Trick M., Links M.G., Zhao M., Jin M., Ramchiary N., Drou N., Berkman P.J., Cai Q., Huang Q., Li R., Tabata S., Cheng S., Zhang S., Zhang S., Huang S., Sato S., Sun S., Kwon S.J., Choi S.R., Lee T.H., Fan W., Zhao X., Tan X., Xu X., Wang Y., Qiu Y., Yin Y., Li Y., Du Y., Liao Y., Lim Y., Narusaka Y., Wang Y., Wang Z., Li Z., Wang Z., Xiong Z., Zhang Z., Brassica rapa Genome Sequencing Project Consortium. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. Nature Gen. 2011b;43:1035-1039. DOI 10.1038/ng.919.
- Wolfe K.H. Yesterday's polyploidization and the mystery of diploidization. Nat. Rev. Genet. 2001;2:233-241.
- Wu J., Wang Z., Shi Z., Zhang S., Ming R., Zhu S., Khan M.A., Tao S., Korban S.S., Wang H., Chen N.J., Nishio T., Xu X., Cong L., Qi K., Huang X., Wang Y., Zhao X., Wu J., Deng C., Gou C., Zhou W., Yin H., Qin G., Sha Y., Tao Y., Chen H., Yang Y., Song Y., Zhan D., Wang J., Li L., Dai M., Gu C., Wang Y., Shi D., Wang X., Zhang H., Zeng L., Zheng D., Wang C., Chen M., Wang G., Xie L., Sovero V., Sha S., Huang W., Zhang S., Zhang M., Sun J., Xu L., Li Y., Liu X., Li Q., Shen J., Wang J., Paull R.E., Bennetzen J.L., Wang J., Zhang S. The genome of the pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.). Gen. Res. 2013;23:396-408. DOI 10.1101/gr.144311.112.
- Xu Q., Chen L.L., Ruan X., Chen D., Zhu A., Chen C., Bertrand D., Jiao W.B., Hao B.H., Lyon M.P., Chen J., Gao S., Xing F., Lan H., Chang J.W., Ge X., Lei Y., Hu Q., Miao Y., Wang L., Xiao S., Biswas M.K., Zeng W., Guo F., Cao H., Yang X., Xu X.W., Cheng Y.J., Xu J., Liu J.H., Luo O.J., Tang Z., Guo W.W., Kuang H., Zhang H.Y., Roose M.L., Nagarajan N., Deng X.X., Ruan Y. The draft genome of sweet orange (*Citrus sinensis*). Nature Gen. 2013; 45(1):59-66. DOI 10.1038/ng.2472.
- Xu X., Xu S., Pan S., Cheng B., Zhang D., Mu P., Ni G., Zhang S., Yang R., Li J., Wang G., Orjeda F., Guzman M., Torres R., Lozano O., Ponce D., Martinez G.N., De La Cruz S.K., Chakrabarti V.U., Patil K.G., Skryabin B.B., Kuznetsov N.V., Ravin T.V., Kolganova A.V., Beletsky A.V., Mardanov A., Di Genova D.M., Bolser D.M.A., Martin G., Li Y. Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. Nature. 2011;475(7355):189-195. DOI 10.1038/nature10158.
- Zhang D., Wang B., Zhao J., Zhao X., Zhang L., Liu D., Dong L., Wang D., Mao L., Li L. Divergence in homoeolog expression of the grain length-associated gene GASR7 during wheat allohexaploidization. Crop J. 2015;3(1):1-9. DOI http://dx.doi.org/10.1016/j.cj.2014.08.005.
- Zhang Q., Chen W., Sun L., Zhao F., Huang B., Yang W., Tao Y., Wang J., Yuan Z., Fan G., Xing Z., Han C., Pan H., Zhong X., Shi W., Liang X., Du D., Sun F., Xu Z., Hao R., Lv T., Lv Y., Zheng Z., Sun M., Luo L., Cai M., Gao Y., Wang J., Yin Y., Xu X., Cheng T., Wang J. The genome of *Prunus mume*. 2012;3:1318. DOI 10.1038/ncomms2290.