



**HAL**  
open science

## Une machine à recombinaison chez les Brassica

Anne-Marie Chèvre, Franz Boideau, Alexandre Pelé, Mathieu  
Rousseau-Gueutin

► **To cite this version:**

Anne-Marie Chèvre, Franz Boideau, Alexandre Pelé, Mathieu Rousseau-Gueutin. Une machine à recombinaison chez les Brassica. *Sélectionneur Français*, 2020, 71 (71), pp.49-57. hal-03226364

**HAL Id: hal-03226364**

**<https://hal.science/hal-03226364>**

Submitted on 18 May 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0  
International License

## UNE MACHINE A RECOMBINER CHEZ LES BRASSICA

Anne-Marie CHEVRE, Franz BOIDEAU, Alexandre PELE, Mathieu ROUSSEAU-GUEUTIN  
Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes, INRAE, Agrocampus Ouest,  
Université de Rennes, BP35327, 35653 LE RHEU cedex  
[anne-marie.chevre@inrae.fr](mailto:anne-marie.chevre@inrae.fr) ; [Franz.Boideau@inrae.fr](mailto:Franz.Boideau@inrae.fr) ; [Alexandre.Pele@outlook.fr](mailto:Alexandre.Pele@outlook.fr) ;  
[mathieu.rousseau-gueutin@inrae.fr](mailto:mathieu.rousseau-gueutin@inrae.fr)

### RESUME

La recombinaison méiotique est le principal mécanisme permettant de brasser la diversité génétique à chaque génération. Il permet aux sélectionneurs de réunir dans une même variété les allèles favorables. Cependant, le nombre et la distribution des crossovers sont très régulés, limitant les échanges entre chromosomes homologues à chaque génération. Dans le cas du modèle *Brassica*, nous avons montré sur le chromosome A07 que la fréquence de crossovers est très significativement augmentée chez les hybrides AAC issus de l'hybridation entre le colza (*B. napus*, AACC,  $2n=38$ ) et l'un de ses progéniteurs, la navette (*B. rapa*, AA,  $2n=20$ ). En exploitant le récent séquençage des génomes de ces espèces, nous avons voulu comparer à l'échelle globale du génome le profil de recombinaison homologue sur l'ensemble du génome A chez un hybride allotriploïde (AAC) par rapport à un hybride diploïde (AA) présentant les mêmes génotypes A. Plus précisément, nous avons analysé (i) la fréquence et la distribution des crossovers, (ii) l'impact de la méiose mâle ou femelle, (iii) du fond génétique et (iv) enfin du niveau de ploïdie. L'ensemble de ses résultats ouvrent de nombreuses perspectives pour élucider les mécanismes de régulation de la méiose et élargir la diversité génétique du colza.

**Mots clefs :** Recombinaison, fréquence et distribution des crossovers, Brassica

### 1- INTRODUCTION

La recombinaison, qui permet le brassage de l'information génétique via les crossovers en méiose, est le principal outil pour générer de la diversité à chaque génération. Elle est strictement régulée (Voir article E. Jenczewski). Le nombre de crossovers est très restreint entre chaque paire de chromosomes homologues, un crossover obligatoire pour assurer la bonne ségrégation des chromosomes et rarement trois, quelle que soit la taille du chromosome (Mercier et al. 2015). Par ailleurs, la distribution des crossovers n'est pas homogène le long des chromosomes, un gradient décroissant étant observé du télomère à la région centromérique qui en est dépourvue. Ce contrôle complique la création variétale obligeant à travailler sur des populations de grande taille pour obtenir l'évènement rare qui va permettre de réunir dans une même plante certaines combinaisons alléliques souhaitées. Cependant, les régions génomiques péricentromériques sont impossibles à brasser, du fait de l'absence de recombinaison. Dans le cas du modèle *Brassica*, nous avons montré qu'il était possible de modifier ces règles. En croisant le colza allotétraploïde (*B. napus*, AACC,  $2n=38$ ) avec l'un de ses progéniteurs diploïdes, la navette (*B. rapa*,  $2n=20$ ), Leflon et al. (2010) ont observé que la fréquence de recombinaison homologue sur le chromosome A07 est multipliée par un facteur 2 chez un hybride

allotétraploïde (AACC) par rapport à un hybride diploïde (AA), mais par un facteur 4 à 6 chez un hybride allotriploïde (AAC) par rapport au même hybride diploïde (AA). Il est à noter que ces trois individus de niveau de ploïdie différent présentent les mêmes génotypes AA, permettant une comparaison sans aucun biais de leurs profils de recombinaison. Nous avons tiré parti de l'assemblage *de novo* à la fois d'une variété de colza, Darmor (Chalhoub et al. 2014) et d'une variété de navette, Chiifu (Wang et al. 2011) pour comparer la fréquence et la distribution des crossovers entre nos hybrides AA et AAC, mais cette fois-ci à l'échelle globale du génome. Par des approches de cartographie génétique et le développement de marqueurs SNP (Kaspar) sur tous les chromosomes et répartis tous les mégabases (Mb), nous avons ainsi pu (1) comparer à l'échelle globale du génome la fréquence et la distribution des crossovers chez nos hybrides AA et AAC, (2) évaluer l'effet de la méiose femelle vs mâle, (3) vérifier l'effet du fond génétique, (4) et évaluer l'effet du niveau de ploïdie (AA vs AAC vs AACC). Les possibilités offertes par ces analyses pour connaître les mécanismes de régulation de la méiose et pour élargir la diversité du colza seront présentées en perspectives, en complément de l'article de E. Tourette et al.

## 2- MODIFICATION DU CONTROLE DE LA RECOMBINAISON MEIOTIQUE A L'ECHELLE DU GENOME

L'un des défis pour comparer le niveau de recombinaison homologue chez des hybrides de différents niveaux de ploïdie est de disposer des mêmes génotypes A sous forme diploïdes AA et allotriploïde AAC. Cette approche a été possible grâce à l'extraction par croisement du génome A sous forme diploïde AnAn de la variété séquencée AnAnCnCn, Darmor (Pelé et al. 2017a). Cette plante diploïde (AnAn) et la variété allotétraploïde Darmor (AnAnCnCn) ont été croisées avec la même navette séquencée (ArAr), var. Chiifu afin de disposer d'hybrides F1 AnAr et AnArCn ayant les mêmes génotypes A. Le comportement méiotique de ces deux hybrides a été observé par FISH (Hybridation In Situ par Fluorescence) avec un BAC spécifique (Chromosomes Artificiel Bactérien) du génome C, révélant une méiose régulière de 10 bivalents pour l'hybride AnAr et de majoritairement 10 bivalents AnAr plus 9 univalents C pour l'hybride AnArCn en métaphase I (Pelé et al. 2017b). Pour analyser la recombinaison homologue entre les chromosomes A, 204 marqueurs SNP polymorphes entre An et Ar ont été choisis avec une répartition tous les 1,25 Mb en moyenne et couvrant 94% du génome A. La taille des populations a été ajustée en prenant en compte les résultats de Leflon et al. (2010) de manière à observer ~3 000 crossovers dans chaque descendance, soit 329 et 109 plantes pour des hybrides AnAr et AnArCn respectivement, utilisés comme parent femelle. Les études de cartographie génétique révèlent une fréquence de crossovers significativement plus élevée (x3,4) chez les hybrides AnArCn que chez les hybrides AnAr, utilisés comme parent femelle, qui est corrélée à la taille des chromosomes (Figure 1 A et B, Pelé et al. 2017b).

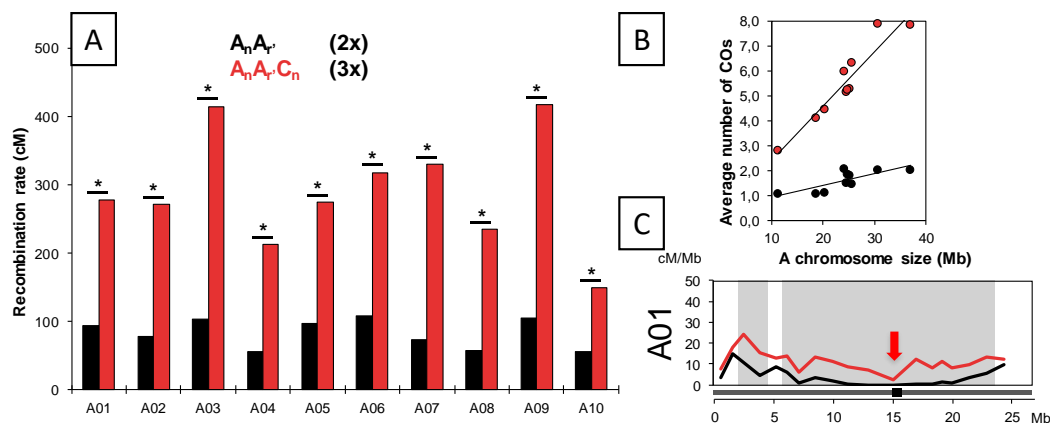


Figure 1 : Comparaison de la fréquence et de la distribution des crossovers chez les hybrides diploïdes (AnAr) vs allotriploïdes (AnArCn). A : Fréquence de crossovers par chromosome (les différences statistiquement significatives sont indiquées par des étoiles) ; B : corrélation entre le nombre moyen de crossovers et la taille des chromosomes ; C : distribution des crossovers sur le chromosome A01 (les régions présentant des différences statistiquement significatives entre les deux hybrides sont grisées).

L'étude de la distribution de ces crossovers a montré que le profil de recombinaison n'était pas le même entre les hybrides diploïdes et allotriploïdes, ces derniers présentant des crossovers sur toute la longueur des chromosomes (ex : chromosome A01, Figure 1C). De façon inattendue, les crossovers se forment y compris dans les régions péri-centromériques totalement dépourvues de recombinaison chez l'hybride AnAr. Par ailleurs, le niveau d'interférence, qui indique la faible probabilité qu'un second crossover se forme à proximité d'un premier, est significativement réduit dans les hybrides AnArCn. L'ensemble de ces travaux montre que la structure allotriploïde AAC modifie radicalement les règles de contrôle de la recombinaison homologe à la fois au niveau de la fréquence et de la distribution des crossovers (Pelé et al. 2017b).

### 3- INFLUENCE DES MEIOSES MALE ET FEMELLE

Le phénomène d'hétérochiasmie, qui révèle une modification des fréquences de crossovers entre les méioses mâle et femelle, a été décrit chez de nombreux organismes dont les plantes (Drouaud et al 2007). Nous avons donc vérifié si la recombinaison est affectée par la méiose dans les hybrides AA vs AAC. Les mêmes hybrides que ceux précédemment étudiés ont été utilisés comme mâle et la taille des populations de cartographie a été adaptée pour conserver le même nombre de crossovers (~3 000), soit 298 et 162 plantes analysés à partir des hybrides AnAr et AnArCn respectivement, utilisés comme mâles. Chez l'hybride diploïde AnAr, la fréquence de crossovers n'est pas significativement différente même si nous observons une augmentation d'un facteur 1,2 lors de la méiose femelle. En revanche, une différence significative est observée chez les hybrides AnArCn chez lesquels les gamètes issus de la méiose femelle présente 1,4 fois plus de crossovers en moyenne que ceux issus de la méiose mâle (Figure 2A). L'observation cytologique ne pouvant avoir lieu que lors de la méiose mâle, il est intéressant de noter que l'augmentation d'un facteur 1,7 observée à l'aide d'anticorps MLH1, qui marquent les crossovers interférents de classe I, entre les hybrides AnAr et AnArCn (Leflon et al. 2010) est parfaitement cohérente avec les résultats de cartographie qui indiquent une augmentation de 1,8. Les crossovers surnuméraires dans les hybrides AnArCn seraient donc de classe I au moins lors de la méiose mâle. Cependant, le profil global de distribution des crossovers n'est pas affecté par la méiose même si des différences ponctuelles ont été observées (Pelé et al. 2017b). L'hybride diploïde qu'il soit utilisé comme mâle ou comme femelle présente une distribution en cloche typique des espèces diploïdes alors que l'hybride AAC, quelle que soit la méiose, présente des crossovers tout le long des chromosomes A notamment dans les régions péri-centromériques. Un exemple est présenté dans la figure 2B pour le chromosome A01.

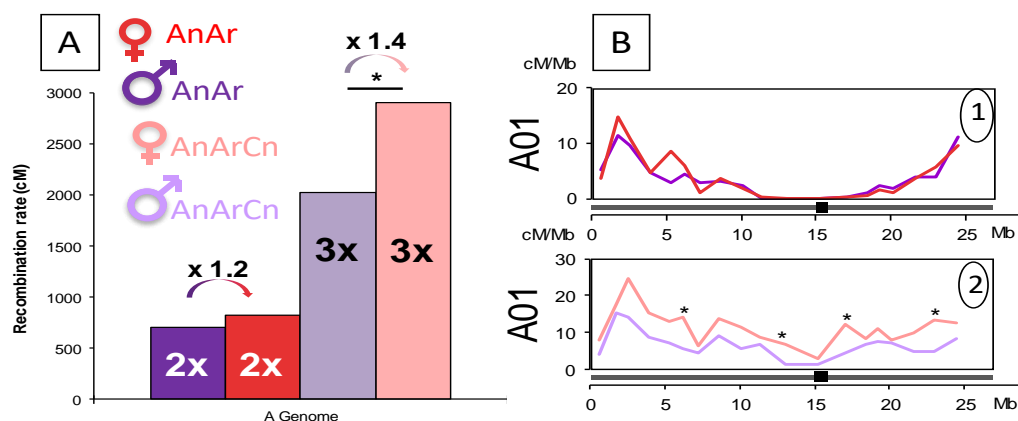


Figure 2 : Profil de recombinaison dans les gamètes mâles et femelles chez des hybrides AnAr et AnArCn. A : Fréquence globale de crossovers à partir des méioses mâle t femelle ; B : Distribution des crossovers le long du chromosome A01, pour les hybrides AnAr (1) et AnArCn (2). Les différences statistiquement significatives sont indiquées par des étoiles.

#### 4- INFLUENCE DU FOND GENETIQUE

Afin de vérifier si les résultats obtenus sont confirmés quel que soit le fond génétique, nous avons produit différents hybrides allotriploïdes : un colza synthétique (A1A1CoCo) obtenu par croisement d'une variété de navette (A1A1, var. Chicon) et d'une de chou (var. RC), deux variétés de colza (Yudal : AyAyCyCy ; Darmor : A<sub>D</sub>A<sub>D</sub>C<sub>D</sub>C<sub>D</sub>, variété déjà utilisée dans les paragraphes 1 et 2) ont été croisées par la variété de navette séquencée (Chiifu : A2A2). Les descendances des hybrides A1A2Co, AyA2Cy et A<sub>D</sub>A2C<sub>D</sub> ont été cartographiées à l'aide de 196 marqueurs SNP bien répartis sur le génome A et présentant le même polymorphisme pour l'ensemble des croisements. L'hybride A1A2 nous a servi de témoin diploïde. Pour l'ensemble des hybrides utilisés comme parent femelle, une augmentation du taux de crossovers a été notée par rapport au témoin diploïde mais avec une différence significative en fonction du fond génétique (Figure 3A). En revanche, même si quelques modifications ponctuelles sont notées, le profil de recombinaison est similaire pour tous les hybrides allotriploïdes avec une augmentation des crossovers tout le long des 10 chromosomes A, notamment dans les régions péricentromériques, comme illustré pour le chromosome A01 (Figure 3B).

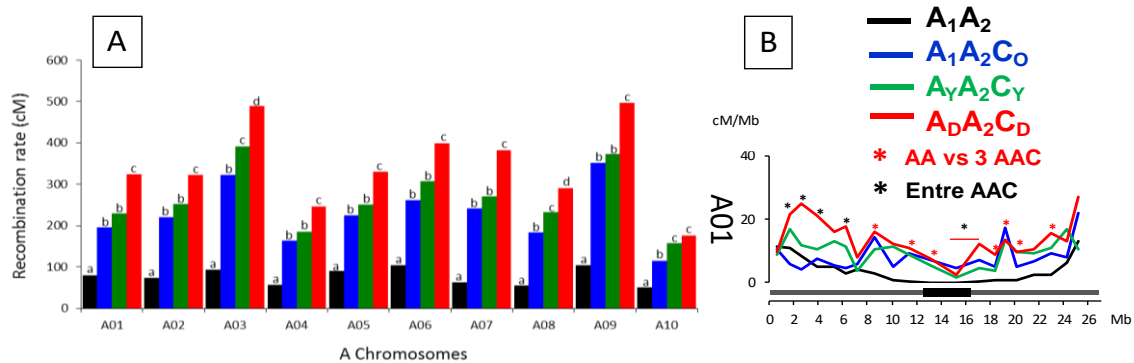


Figure 3 : Comparaison du profil de recombinaison entre un hybride diploïde et différents hybrides allotriploïdes. A : Comparaison de la fréquence des crossovers par chromosome A chez un hybride diploïde (A1A2) et trois hybrides allotriploïdes (A1A2Co, AyA2Cy et A<sub>D</sub>A2C<sub>D</sub>); B : Comparaison de la distribution des crossovers sur le chromosome A01 chez l'hybride diploïde (A1A2) et trois allotriploïdes (A1A2Co, AyA2Cy et A<sub>D</sub>A2C<sub>D</sub>). Les régions présentant des différences statistiquement significatives entre l'hybride diploïde et les allotriploïdes sont indiquées par des étoiles rouges. Les régions présentant des différences statistiquement significatives entre hybrides allotriploïdes sont indiquées par des étoiles noires.

#### 5- EFFET DU NIVEAU DE PLOIDIE SUR LA REGULATION DE LA RECOMBINAISON

L'ensemble des résultats précédemment présentés ont été focalisés sur la comparaison entre diploïdes (AA) et allotriploïdes (AAC). Nous avons donc cherché à vérifier quel est l'effet du niveau de ploïdie sur la modification du contrôle de la recombinaison (AA vs AAC vs AACC).

A nouveau, le défi a été de produire des plantes présentant les mêmes génotypes A à différents niveaux de ploïdie (AAC et AACC), en exploitant les génomes séquencés afin d'utiliser les mêmes jeux de marqueurs SNP pour analyser la recombinaison par des approches de cartographie génétique. Pour ce faire, nous avons produit un colza synthétique (ArArCoCo) par hybridation et doublement à partir des navette (var. Chiifu) et chou (var. HDEM) séquencés (Wang et al. 2011 ; Belser et al. 2018). Ce colza synthétique a ensuite été croisé par la variété de colza séquencée (AnAnCnCn, var. Darmor) (Chalhoub et al. 2014) afin de générer un hybride (AnArCnCo). En parallèle, le croisement de la même variété de colza (AnAnCnCn, var. Darmor) par la navette (ArAr, var. Chiifu) a permis de produire l'hybride allotriploïde (AnArCn) présentant les mêmes génotypes A que l'hybride allotétraploïde. La méiose des deux hybrides a été vérifiée, confirmant le comportement méiotique attendu à savoir majoritairement

10 bivalents et 9 univalents pour l'hybride AnArCn et 19 bivalents pour l'hybride AnArCnCo en métaphase I. L'utilisation de la puce SNP 15k a permis de choisir 2481 marqueurs polymorphes ancrés physiquement sur le génome A. L'analyse des descendances des hybrides AnArCn (131 plantes) et AnArCnCo (213 plantes), utilisés comme parent femelle, a révélé que la fréquence de recombinaison est significativement augmentée, en moyenne x3,7, quel que soit le chromosome A dans les hybrides AnArCn (Figure 4A) par rapport aux hybrides allotétraploïdes. Cette fréquence élevée du taux de crossovers est proche de celle observée en comparant les hybrides AnAr et AnArCn (X3,4). De même, les crossovers sont distribués tout le long des chromosomes A dans les hybrides AnArCn alors que les régions centromériques et péricentromériques sont totalement dépourvues de crossovers dans l'hybride allotétraploïde, AnArCnCo, comme cela est illustré Figure 4B pour le chromosome A01.

L'ensemble de ces résultats indiquent clairement que c'est bien la présence de chromosomes C à l'état haploïde et donc non appariés en méiose qui affectent à la fois la fréquence et la distribution des crossovers et non le niveau de ploïdie.

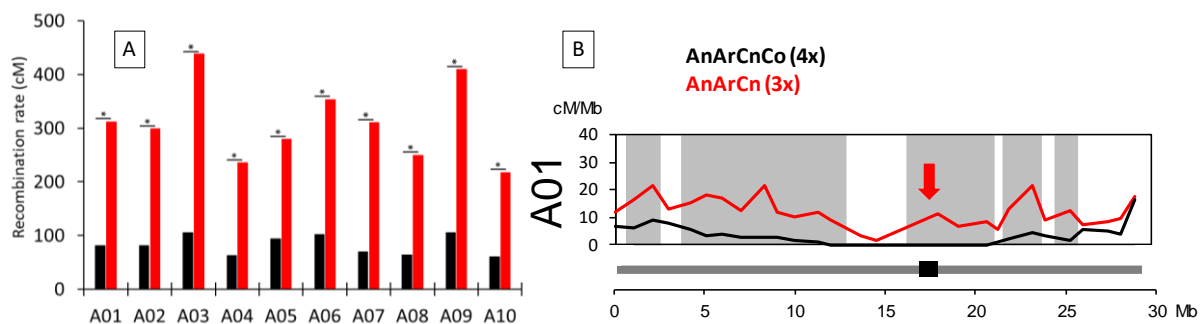


Figure 4 : Comparaison du profil de recombinaison entre un hybride diploïde allotriploïde (AnArCn) et allotétraploïde (AnArCnCo). A : Comparaison de la fréquence des crossovers par chromosome A (les différences statistiquement significatives sont indiquées par des étoiles) ; B : Comparaison de la distribution des crossovers sur le chromosome A01 (les régions présentant des différences statistiquement significatives entre les deux hybrides sont grisées).

## 6- CONCLUSIONS

L'ensemble de nos résultats montrent qu'il est possible via la structure allotriploïde de modifier radicalement les règles de contrôle de la recombinaison tant pour la fréquence de crossovers que pour leur distribution le long des chromosomes.

Pour la connaissance des mécanismes impliqués dans la régulation de la recombinaison, les chromosomes C sous forme haploïde ont clairement un effet en trans sur la régulation de la recombinaison homologe sur le génome A. Les génotypes A étant les mêmes dans les hybrides de différents niveaux de ploïdie, nous pouvons émettre l'hypothèse que chez les allotriploïdes, les chromosomes A subissent une modification de conformation et/ou de statut de la méthylation qui autorisent la réparation de cassures double-brin en crossovers, alors qu'ils sont réparés en non crossovers dans un contexte diploïde. L'importance des modifications épigénétiques a déjà été mis en évidence à partir de mutants d'*Arabidopsis* (Yelina et al. 2012 ; Underwood et al. 2018, et voir article E. Jenczewski). L'analyse en cours du statut de méthylation et des marqueurs histones chez l'allotriploïde en comparaison avec ces lignées parentales permettra de tester cette hypothèse.

Pour la compréhension de la formation d'espèces allotétraploïdes telles que le colza, il a été suggéré par plusieurs auteurs (Ramsey et Schemske 1998 pour revue) que la voie allotriploïde serait la plus fréquente pour la formation d'allopolyploïdes à partir de gamètes non réduits soit d'un des parents, soit d'hybrides F1 interspécifiques. La modification de la recombinaison par cette voie doit donc affecter fortement le statut hétérozygote des allotétraploïdes nouvellement formés et pourrait jouer un rôle important lors de la spéciation (Pelé et al. 2018 pour revue).



Dans des programmes d'amélioration, les conséquences de nos travaux ont un impact très important. D'une part, il devient possible d'exploiter de façon optimale la diversité très large disponible au sein des espèces diploïdes progénitrices (*B. rapa* et *B. oleracea*) du colza (*B. napus*) afin d'améliorer sa faible diversité et notamment sa tolérance face aux stress biotiques et abiotiques. La fréquence et la distribution des crossovers dans les hybrides AAC ou ACC doivent permettre de limiter la taille des introgressions provenant des espèces parentales aux seules régions d'intérêt. Des travaux ont été réalisés en croisant une même variété de colza avec différentes accessions de navette et de chou (projet Probiodiv, financé par Promosol), représentatives de la diversité au sein de chacune de ces espèces. La sélection de plantes à  $2n=38$  à partir des hybrides allotriploïdes AAC ou ACC a montré qu'il est possible d'introduire de très nombreuses régions des espèces progénitrices dans le génome du colza (Paillard et al. en préparation). D'autre part, la production d'allotriploïdes est aussi extrêmement efficace pour brasser la diversité génétique du colza ou réduire la taille d'un QTL. Cela est particulièrement vrai quand les régions d'intérêt sont en régions péricentromériques qui sont quasiment dépourvues de crossovers chez la majorité des espèces (y compris le colza). Un exemple de l'intérêt de l'utilisation des allotriploïdes est présenté dans le cas de QTLs situés en région péricentromérique du chromosome A05 (Figure 5). Alors que seulement 10 crossovers sont observés à partir d'une descendance large (213 plantes) de l'hybride allotétraploïde (cf type colza : AACC), 124 crossovers sont formés pour la même région génomique dans la descendance d'un hybride allotriploïde AAC. Des modélisations sont en cours de réflexion pour voir comment optimiser cette stratégie dans des schémas d'amélioration.

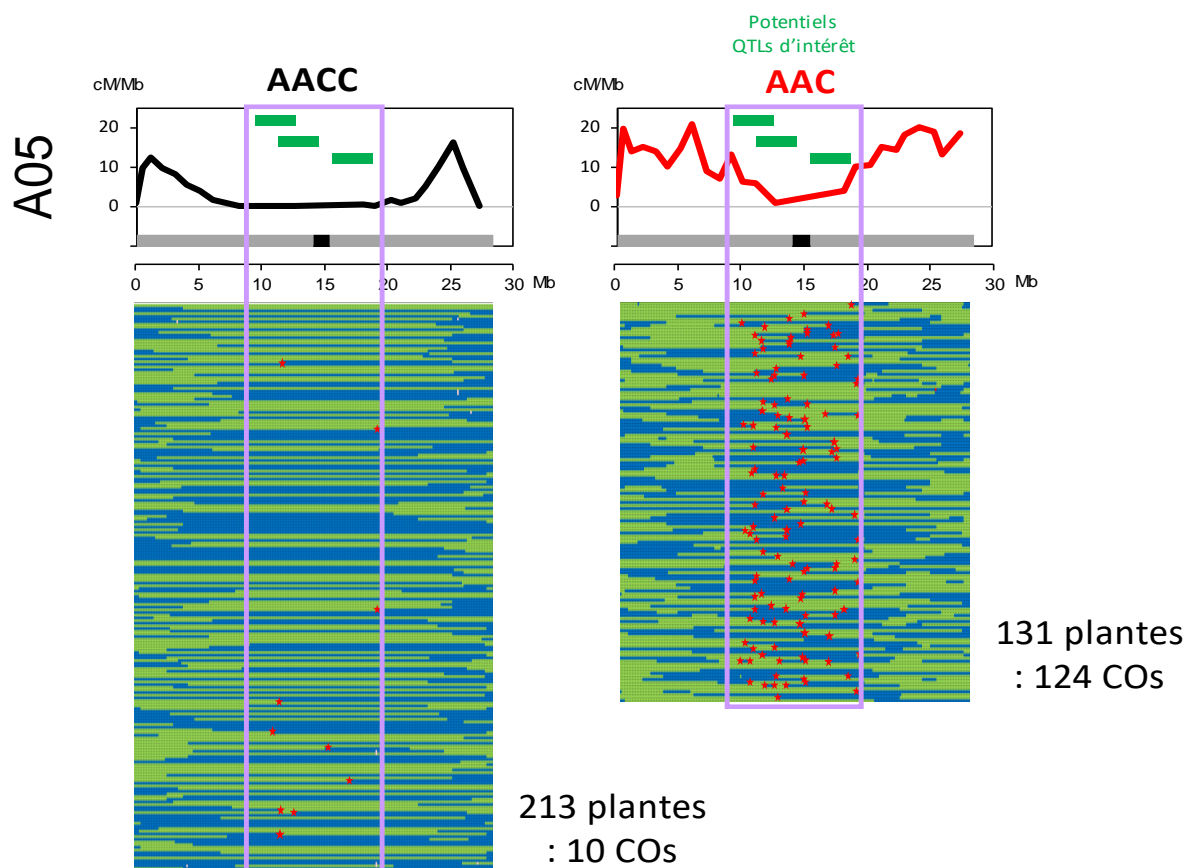


Figure 5 : Présentation des profils de recombinaison homologue du chromosome A05 chez des hybrides allotétraploïdes (AACC) et allotriploïdes (AAC). Les haplotypes des descendance sont indiqués dans la partie inférieure de la figure et montrent la position des crossovers pour chaque individu. Les étoiles rouges indiquent les positions des crossovers dans un intervalle contenant plusieurs QTLs d'intérêt.

Des recherches complémentaires sont en cours dans le cadre de l'ANR STIRRER coordonnée par M. Rousseau-Gueutin et de la thèse de F. Boideau. Elles ont pour objectif d'analyser si la modification des règles de la recombinaison est maintenue après plusieurs générations d'hybrides AAC. Si tel est le cas, cela permettrait de continuer à casser le déséquilibre de liaison et donc faciliter à la fois la réduction des introgressions et les approches de clonage positionnel avec peu de plantes compte tenu de la fréquence et de la distribution des crossovers. Par ailleurs, il sera aussi vérifié à l'échelle du génome qu'un retour à une structure AACC (type colza) à partir d'hybrides AAC permet de restaurer un contrôle normal de la recombinaison méiotique. Cela désignerait cette voie d'amélioration comme un système dominant et réversible. En parallèle, des travaux sont en cours pour préciser si des mécanismes épigénétiques (méthylation, marques histones) sont impliqués dans les modifications observées des règles de la recombinaison (post-doctorat : G. Richard, PhD F. Boideau). Afin de valider des résultats préliminaires qui semblent indiquer que les régulations de la recombinaison homologue sont également modifiées entre chromosomes C dans le cas d'hybrides CCA, nous sommes en train de produire ces hybrides à partir de nouvelles variétés séquencées (HDEM pour le chou et Darmor pour le colza) pour analyser leur descendance. Ces travaux permettront de confirmer le rôle clé de la structure allotriploïde dans la régulation de la recombinaison.

## 7- REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par deux projets du département Biologie et Amélioration des Plantes (BAP) de l'INRAE et par deux ANR : CROC (projet ANR-14-CE19-0004 coordonné par E. Jenczewski) et STIRRER (projet ANR-19-CE20-0013 coordonné par M. Rousseau-Gueutin). Les bourses de thèse d'Alexandre Pelé (soutenu en 2016) et de Franz Boideau (en cours) proviennent d'un financement du département BAP de l'INRAE et du Conseil Régional de Bretagne. Ces travaux n'ont pu être réalisés que grâce à l'appui de différents membres de l'équipe Biodiversité et Polyploïdie : O. Coriton, G. Deniot, F. Eber, C. Falentin, J. Ferreira de Carvalho, M. Gilet, V. Huteau, J. Boutte, M. Lodé-Taburel, J. Morice, G. Richard, G. Trotoux. La collaboration avec M. Falque et O. Martin (UMR GQE Moulon) a permis d'analyser l'incidence sur l'interférence. Les ressources génétiques ont été fournies par le CRB BrACySol (<http://florilege.arcad-project.org/fr/crb/bracysol>).

"Journée de l'A.S.F. du 06 Février 2020  
La recombinaison génétique en amélioration des plantes

## Bibliographie

- Belser, C., Istace, B., Denis, E., Dubarry, M., Baurens, F.-C., Falentin, C., ... Aury, J.-M. (2018). Chromosome-scale assemblies of plant genomes using nanopore long reads and optical maps. *Nature Plants*, 4 (11), 879-887. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0289-4>
- Chalhoub, B., Denoeud, F., Liu, S., Parkin, I.A.P., Tang, H.B., Wang, X.X., ... Wincker, P. (2014). Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome. *Science*, 345 (6199), 950-953. <https://dx.doi.org/10.1126/science.1253435>
- Drouaud, J., Mercier, R., Chelysheva, L., Bérard, A., Falque, M., Martin, O., ... Mézard, C. (2007). Sex-specific crossover distributions and variations in interference level along *Arabidopsis thaliana* chromosome 4. *PLoS Genetics*, 3(6), 1096–1107. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0030106>
- Leflon, M., Grandont, L, Eber, F, Huteau, V, Coriton, O, Chelysheva, L, ... Chèvre, A.-M. (2010) Crossovers get a boost in *Brassica* allotriploid and allotetraploid hybrids. *The Plant Cell*, 22(7), 2253-2264. <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.110.075986>
- Mercier, R., Mézard, C., Jenczewski, E., Macaisne, N., Grelon, M. (2015). The Molecular Biology of Meiosis in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 66(1), 297–327.



<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035923>

- Pelé, A., Trotoux, G., Eber, F., Lodé, M., Gilet, M., Deniot, G., ... Chèvre, A.-M. (2017a). The poor lonesome A subgenome of *Brassica napus* var. Darmor (AACC) may not survive without its mate. *New Phytologist*, 213(4), 1886-1897. <https://doi.org/10.1111/nph.14147>
- Pelé, A., Falque, M., Trotoux, G., Eber, F., Nègre, S., Gilet, M., ... Chèvre, A. M. (2017b). Amplifying recombination genome-wide and reshaping crossover landscapes in Brassicas. *PLoS Genetics* 13(5): e1006794. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006794>
- Pelé, A., Rousseau-Gueutin, M., Chèvre, A.-M. (2018). Speciation Success of Polyploid Plants Closely Relates to the Regulation of Meiotic Recombination. *Frontiers in Plant Science*, 9, 907. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00907>
- Ramsey, J., and Schemske, D. W. (1998). Pathways, mechanisms, and rates of polyploidy formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 467-501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467>
- Underwood, C. J., Choi, K., Lambing, C., Zhao, X., Serra, H., Borges, F., ... Martienssen, R. A. (2018). Epigenetic activation of meiotic recombination near *Arabidopsis thaliana* centromeres via loss of H3K9me2 and non-CG DNA methylation. *Genome Research*, 28(4), 519–531. <https://doi.org/10.1101/gr.227116.117>
- Wang X, Wang H, Wang J, Sun R, Wu J, Liu S, ...Zhang, Z. (2011). The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nature Genetics*, 43(10), 1035-1039. <https://doi.org/10.1038/ng.919>
- Yelina, N.E., Choi, K., Chelysheva, L., Macaulay, M., Snoo, B. de, Wijnker, ...Henderson, I (2012). Epigenetic remodeling of meiotic crossover frequency in *Arabidopsis thaliana* DNA methyltransferase mutants. *PLoS Genet.* 8(8):e1002844. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002844>