

**AMÉLIORER LA RECOMBINAISON MÉIOTIQUE POUR UNE EXPLOITATION  
OPTIMALE DE LA DIVERSITÉ CHEZ LE COLZA *BRASSICA NAPUS L.***

***ENHANCING THE MEIOTIC RECOMBINATION FOR AN OPTIMAL USE OF  
GENETIC DIVERSITY IN THE RAPESEED BRASSICA NAPUS L.***

par Alexandre **Pele**<sup>1</sup>

**RÉSUMÉ**

La recombinaison méiotique est le principal outil du sélectionneur pour brasser la diversité génétique entre deux parents mais le nombre et la distribution des Crossing-Overs (COs) sont strictement contrôlés. L'objectif de ce travail a été de préciser comment modifier ces règles tout en exploitant la diversité des espèces apparentées chez le colza (*Brassica napus*, AAC,  $2n=4x=38$ ), un allotétraploïde issu de l'hybridation naturelle entre la navette (*B. rapa*, AA,  $2n=2x=20$ ) et le chou (*B. oleracea*, CC,  $2n=2x=18$ ). Par des analyses génétiques conduites sur des descendances d'hybrides (**Fig. 1**), nous montrons qu'exploiter un intermédiaire allotriploïde AAC ( $2n=3x=29$ ), résultant du croisement entre le colza et la navette, permet d'augmenter considérablement le nombre des COs entre chaque paire d'homologues (**Fig. 2**), et surtout que ceux-ci peuvent se former dans des régions génomiques usuellement dépourvues de COs (**Fig. 3**). Ces résultats démontrent qu'il est possible de modifier le déséquilibre de liaison ainsi que d'optimiser l'introgression de régions d'intérêt provenant de la navette chez le colza (**Fig. 4**).

**SUMMARY**

*Meiotic recombination through crossovers (COs) is the key mechanism for generating genetic diversity in plant breeding programs. However, the number and position of COs between the pairs of homologous chromosomes are strictly regulated, preventing to generate many allelic combinations in progenies. A major challenge is to overcome these constraints for enhancing genetic shuffling. In the case of the rapeseed *B. napus*, the use of allotriploids (AAC,  $2n=3x=29$ ), resulting from the cross between rapeseed (AAC,  $2n=4x=38$ ) and its *B. rapa* progenitor (AA,  $2n=2x=20$ ), could allow to disrupt the recombination rules. Indeed, a substantial increase of the number of COs was identified between one pair of A homologs compared to AA and AAC hybrids. The objective of this study was to extend at the whole A genome the COs boost in allotriploids AAC and to determine the consequences of such a variation on the distribution of COs along the chromosomes. Following the production and cytogenetic characterization of AA ( $2n=2x=20$ ) and AAC ( $2n=3x=29$ ) hybrids (**Fig. 1**), we assessed homologous recombination from nearly 3,000 COs obtained per progeny by using SNP markers well distributed along the A genome (1 SNP per ~1.25 Mbp). Compared to the diploid, the allotriploid showed 3.4 times more overall COs with extra COs between each pair of homologous A chromosomes (**Fig. 2**). Most surprisingly, we found that such a rise was associated with dramatic*

---

<sup>1</sup> INRA, UMR 1349 Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes (IGEPP), Domaine de la Motte au Vicomte BP 35327, 35653 Le Rheu, France. [alexandre.pele@outlook.fr](mailto:alexandre.pele@outlook.fr)

*changes in the shape of recombination landscapes with COs all along the A chromosomes, even in the vicinity of centromeres that are normally deprived of COs in diploids and in most studied species (Fig. 3). These results offer the opportunity for geneticists and plant breeders to dramatically enhance the generation of new diversity and to optimize the introgression of agronomical traits of interest from B. rapa into B. napus (Fig. 4).*

### A. Introduction

En vue de créer de nouvelles variétés capables de répondre favorablement aux contraintes environnementales (e.g. changement climatique) et sociétales (e.g. réduction des intrants chimiques), la sélection variétale s'appuie sur la recombinaison méiotique. Ce processus biologique, retrouvé chez l'ensemble des organismes à reproduction sexuée, permet de générer de la diversité *via* des échanges réciproques d'information génétique entre les chromosomes parentaux (i.e. homologues) par l'intermédiaire des Crossing-Overs (COs) lors de la méiose. Néanmoins, en raison d'une stricte régulation de la recombinaison méiotique (Pour revue voir Mercier *et al.*, 2015), le brassage génétique de la diversité dans les descendance est limité, réduisant le champ des possibles en sélection variétale et contraignant les sélectionneurs à employer des populations de grandes tailles pour identifier la plante cumulant les caractères favorables recherchés. En effet, si un CO est obligatoire par paire de chromosomes homologues pour assurer leur bonne ségrégation au cours de la méiose, rarement plus de trois ne se forment. De plus, leur distribution le long des chromosomes n'est pas homogène, les COs étant fréquemment localisés dans les régions télomériques et absents des zones centromériques, générant un fort déséquilibre de liaison. Ainsi, identifier des facteurs permettant de moduler le nombre et la position des COs constitue un défi majeur pour optimiser le brassage génétique de la diversité et par conséquent de limiter la taille des populations dans les schémas de sélection.

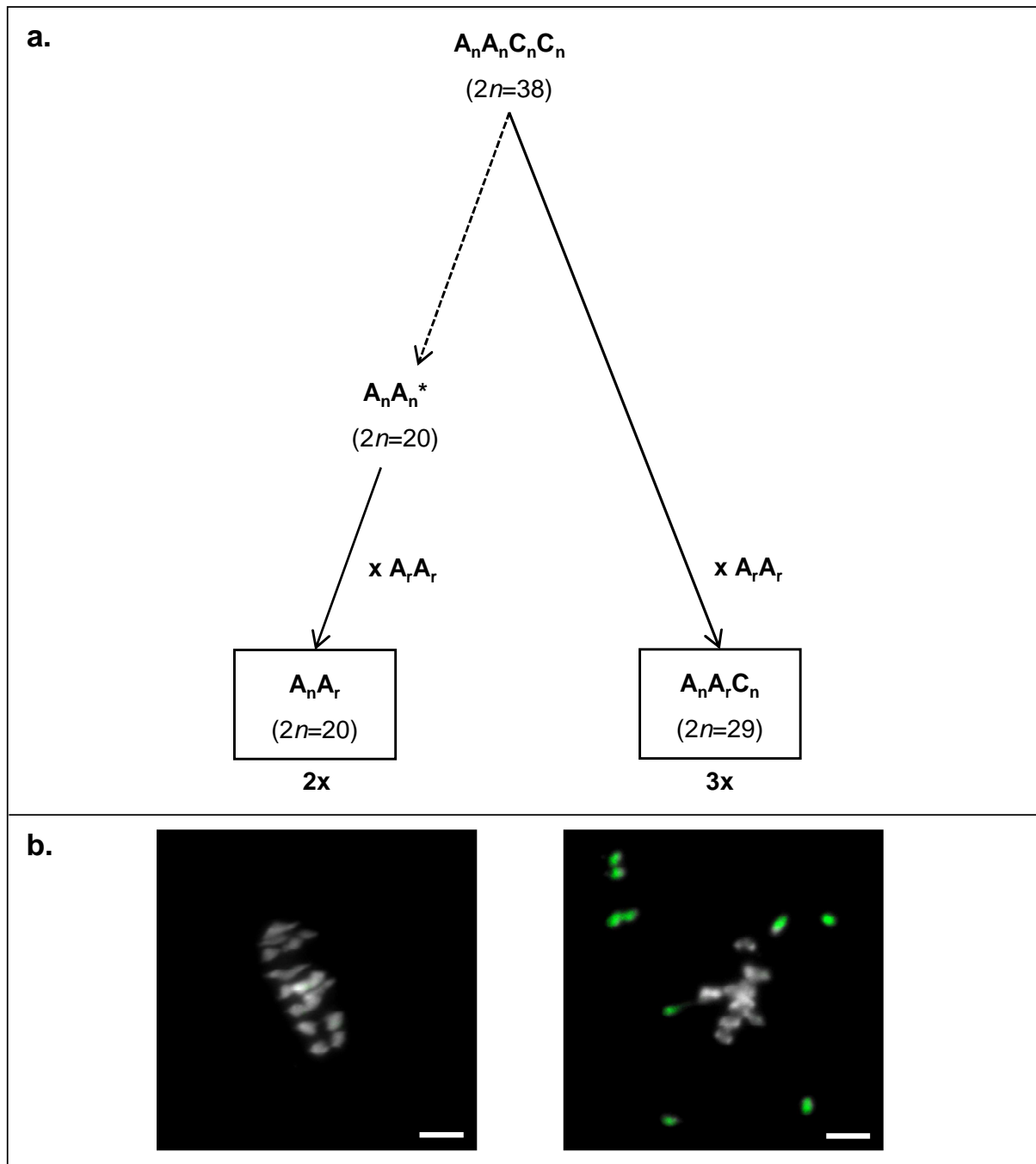
Chez les espèces polyploïdes, qui cumulent plusieurs génomes, il est possible d'augmenter le nombre de COs entre chromosomes homologues en fonction du niveau de ploïdie (Desai *et al.*, 2006; Leflon *et al.*, 2010; Pecinka *et al.*, 2011). Un tel phénomène a été relaté dans le cas du colza (*Brassica napus*, AACCC,  $2n=4x=38$ ), un allotétraploïde formé il y a 7.500 ans par la réunion des génomes provenant de deux espèces diploïdes : la navette (*B. rapa*, AA,  $2n=2x=20$ ) et le chou (*B. oleracea*, CC,  $2n=2x=18$ ) (Nagaharu, 1935; Chalhoub *et al.*, 2014). Chez le colza, dont les formes actuelles présentent une méiose régulière et une hérédité disomique (Lombard & Delourme, 2001), le nombre de COs observés entre paires de chromosomes homologues A est doublé par rapport aux diploïdes AA ( $2n=2x=20$ ) (Leflon *et al.*, 2010). De manière surprenante, de récents travaux conduits sur une paire de chromosomes homologues du génome A (A07) ont montré que cette augmentation est encore plus importante chez des allotriploïdes AAC ( $2n=3x=29$ ), résultant du croisement entre *B. napus* et *B. rapa*, avec ~4 fois plus de COs formés par rapport à des diploïdes AA et ~2 fois plus par rapport au colza (Leflon *et al.*, 2010 ; Suay *et al.*, 2014). Etant donné que les allotriploïdes présentent une méiose régulière et qu'il est possible de revenir à un caryotype à 38 chromosomes par rétrocroisement avec le colza (Leflon *et al.*, 2006), leur exploitation dans

les programmes d'amélioration du colza pourrait permettre (i) d'améliorer le brassage génétique de la diversité et (ii) d'introgresser de manière optimale des caractères d'intérêts agronomiques issus de la navette. Cet élargissement de la diversité est d'autant plus intéressant que le colza, qui est aujourd'hui la principale source d'huile végétale en Europe et la troisième dans le monde (FAO, 2016), présente une variabilité réduite du fait de la forte pression de sélection exercée pour l'amélioration de la qualité de sa graine, alors qu'une diversité importante existe chez ses progéniteurs diploïdes (Gallais & Bannerot, 1992; Cheng *et al.*, 2016).

Toutefois, l'augmentation du nombre de COs, observée sur une seule paire de chromosomes homologues chez les allotriploïdes AAC, restait à étendre à l'ensemble du génome A. Par ailleurs, l'exploitation des génomes nouvellement séquencés (Wang *et al.*, 2011, Chalhoub *et al.*, 2014) permet de localiser les COs le long des chromosomes et d'analyser leur distribution. Ainsi, notre objectif a été de déterminer dans quelle mesure l'exploitation d'hybrides allotriploïdes permet d'optimiser le brassage génétique de la diversité dans les programmes de sélection colza. Pour ce faire, nous avons produit à partir du même cultivar de colza des hybrides diploïde AA et allotriploïde AAC, et nous avons évalué la recombinaison homologue *via* leur descendance par des analyses génétiques à l'aide de marqueurs SNPs couvrant spécifiquement et de manière homogène l'ensemble du génome A de la navette séquencée (Wang *et al.*, 2011).

### ***B. Matériel végétal et méthode d'étude de la recombinaison***

Pour déterminer l'impact de l'addition du seul génome C haploïde sur la recombinaison homologue entre chromosomes A, nous avons produit un hybride diploïde AA ( $2n=2x=20$ ) et un hybride allotriploïde AAC ( $2n=3x=29$ ), présentant entre eux des génomes A similaires (**Fig. 1a**). Pour ce faire, le colza *B. napus* cv. 'Darmor' et sa composante diploïde AA extraite par Pelé *et al.* (2017) ont été croisés par la navette séquencée *B. rapa* cv. 'Chiifu-401' (Wang *et al.*, 2011), donnant respectivement les hybrides AA et AAC. L'analyse cytologique de ces deux hybrides a été réalisée en Métaphase I de la méiose par (i) l'établissement des comportements méiotiques et par (ii) des expérimentations d'hybridation *in situ* (BAC-*Fluorescence in situ hybridization* - FISH) conduites avec un BAC révélant spécifiquement les 9 chromosomes appartenant au génome C (**Fig. 1b**).



**Figure 1. Production et observations en Métaphase I de méiose des hybrides diploïde AA et allotriploïde AAC.** (a)  $A_n A_n C_n C_n$  et  $A_n A_n$  représentent respectivement le cultivar de colza *B. napus* ‘Darmor’ et sa composante diploïde extraite par Pelé *et al.* (2017), et  $A_r A_r$  désigne le cultivar de navette *B. rapa* ‘Chiifu-401’. (b) Analyses FISH montrant 10 bivalents A pour l’hybride  $A_n A_r$  ainsi que 10 bivalents A et 9 univalents C pour l’hybride  $A_n A_r C_n$ . Les expérimentations FISH ont été conduites *via* le BAC Bob014O06 qui permet d’identifier tous les chromosomes du génome C en vert. Les barres indiquent 5  $\mu\text{m}$ .

**Figure 1. Production and meiotic observations at Metaphase I of diploid AA and allotriploid AAC hybrids.** (a)  $A_n A_n C_n C_n$  and  $A_n A_n$  represent the *B. napus* cv. Darmor and its diploid component extracted by Pelé *et al.* (2017), respectively, and  $A_r A_r$  designates the *B. rapa* cv. ‘Chiifu-401’. (b) FISH analyses showing 10 A bivalents for  $A_n A_r$  as well as 10 A bivalents and 9 C univalents for  $A_n A_r C_n$ . FISH was carried out using the BAC Bob014O06 which identify all the C chromosomes in green. Bars represent 5  $\mu\text{m}$ .

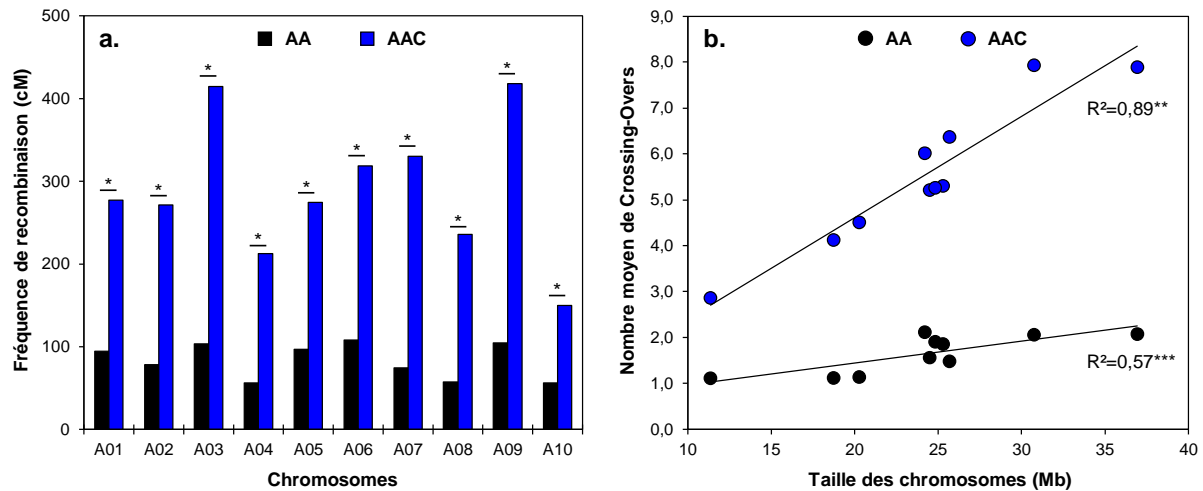
La détection des évènements de COs a été entreprise par des approches génétiques sur les descendances des hybrides diploïde AA et allotriploïde AAC générées en méiose femelle par croisement avec le cultivar de colza *B. napus* 'Yudal'. Sur la base des résultats précédemment obtenus par Leflon *et al.* 2010 et Suay *et al.* (2014), montrant ~4 fois plus de COs chez les allotriploïdes par rapport aux diploïdes sur le groupe de liaison étudié, la taille des descendances a été ajustée afin d'observer ~3000 COs entre les génomes homologues A par hybride. L'évaluation des fréquences et de la distribution des COs a été réalisée par cartographie génétique, suite au génotypage de ces descendances avec 204 marqueurs SNPs sélectionnés à partir d'une puce 60K Illumina® sur la base de leur polymorphisme et de leur position le long des 10 chromosomes A d'après l'assemblage de la navette *B. rapa* cv. 'Chiifu-401' (Wang *et al.*, 2011). Ces SNPs, montrant toujours une ségrégation Mendélienne attendue ainsi que des positions physique et génétique concordantes, couvrent 94,2% du génome A avec en moyenne 1 SNP par 1,25 Mb, offrant une base solide pour étudier la recombinaison.

### C. Résultats

#### 1. L'utilisation d'allotriploïdes stimule la formation de COs surnuméraires entre chaque paire de chromosomes homologues

Conformément aux précédentes observations de Leflon *et al.* (2010) et Suay *et al.* (2014), nous avons confirmé que les hybrides AA et AAC réalisent une méiose régulière avec seulement 5% des cellules analysées montrant des appariements entre chromosomes A et C chez l'allotriploïde AAC (**Fig. 1b**). En analysant cette fois la recombinaison à l'échelle du génome A entier, nous montrons que l'utilisation d'allotriploïdes AAC permet d'accroître considérablement le nombre de COs formés (**Fig. 2**). En effet, à partir des gamètes analysés, provenant de 329 plantes produites *via* l'hybride AA et des 109 descendants de l'hybride AAC, 16,4 COs sont observés en moyenne par méiocyte chez le diploïde contre 55,5 chez l'allotriploïde. Ainsi, 3,4 fois plus de COs sont formés chez l'allotriploïde sur le génome A entier au cours d'une méiose. Ces observations sont également vérifiées à l'échelle de chaque paire de chromosomes homologues A qui réalisent entre 2,6 et 4,3 fois plus de COs chez l'allotriploïde (**Fig. 2a**). De plus, comme reporté chez la plupart des espèces végétales (Mercier *et al.*, 2015), une corrélation positive entre le nombre moyen de COs produit par paire d'homologues et leur taille physique est identifiée chez les hybrides AA et AAC (**Fig. 2b**). Ainsi, alors que chez le diploïde les paires de chromosomes homologues A les plus petites sont sujettes à un unique CO en moyenne et deux pour les plus grandes, chez l'allotriploïde au moins trois COs sont observés et jusqu'à huit pour les chromosomes les plus

longs.



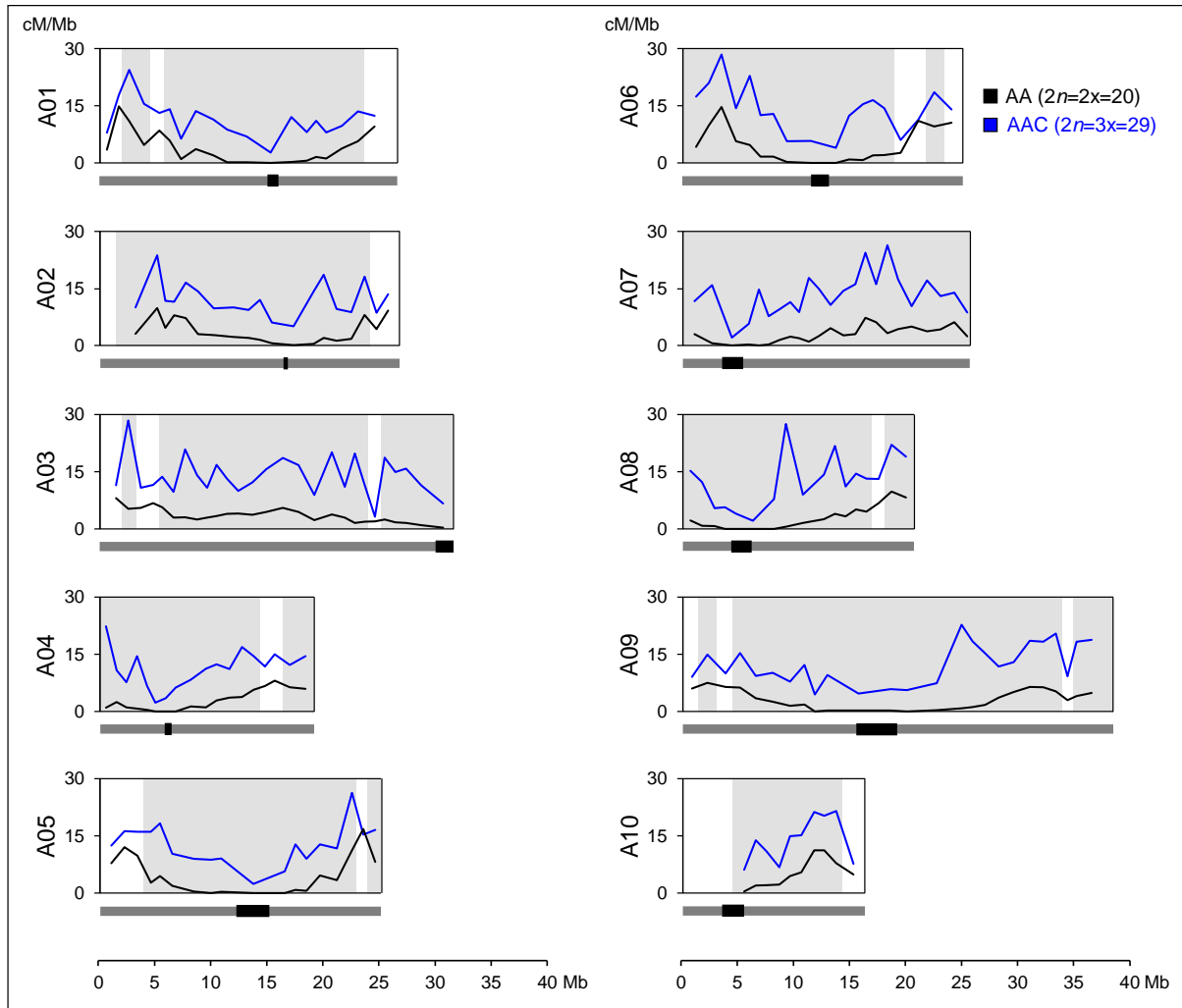
**Figure 2. Fréquences de recombinaison en Centimorgan (cM) et nombre moyen de Crossing-Overs observés pour chaque paire de chromosomes homologues A chez les hybrides diploïde AA et allotriploïde AAC.** (a) Les valeurs de fréquences de recombinaison sont indiquées pour chaque chromosome A pour les hybrides diploïde AA (en noir) et allotriploïde AAC (en bleu). Les différences significatives identifiées par tests Chi<sup>2</sup> à un seuil de 5% sont indiquées par les étoiles. (b) Les nombres moyens de Crossing-Overs formés par paire de chromosomes homologues A sont représentés en relation avec la taille physique en Mb de chaque chromosome A, pour les hybrides diploïde AA (en noir) et allotriploïde AAC (en bleu).

**Figure 2. Recombination rates in Centimorgan (cM) and average number of Crossovers observed for each pair of homologous A chromosome in diploid AA and allotriploid AAC hybrids.** (a) Values for recombination rates are indicated per A chromosome for the diploid AA (in black) and allotriploid AAC (in blue) hybrids. Statistical differences, providing from Chi-squared test at a threshold of 5%, are indicated by the stars. (b) The average numbers of Crossovers formed per pair of homologous A chromosome are represented in relationship with the physical size in Mb of each A chromosome, for the diploid AA (in black) and the allotriploid AAC (in blue) hybrids.

## 2. Les COs surnuméraires formés chez les allotriploïdes modifient les paysages de recombinaison le long des chromosomes

Démontrant que des COs surnuméraires sont formés entre chaque paire de chromosomes homologues A chez l'hybride allotriploïde AAC, il restait à élucider leur impact sur les profils de recombinaison. Conformément aux observations faites chez un grand nombre d'organismes (Mercier *et al.*, 2015), nous avons identifié une relation entre la structure des chromosomes A et les fréquences de recombinaison chez le diploïde AA (**Fig. 3**). En effet, les proportions de COs observées à partir de la descendance de l'hybride diploïde suivent un gradient croissant vers les télomères, avec près de 12% du génome A totalement dépourvu de COs au voisinage des régions centromériques. De manière contrastée, ce gradient croissant n'est pas retrouvé *via* la descendance de l'hybride allotriploïde AAC, les COs se formant de manière plus homogène le long des chromosomes A (**Fig. 3**). Des COs sont ainsi identifiés dans l'ensemble des intervalles entre marqueurs SNPs chez cet hybride AAC, et ce, y compris au voisinage des centromères, impliquant la formation de nouvelles régions recombinantes. Ainsi, nous avons démontré que les COs surnuméraires produits entre paires de chromosomes

homologues A chez les allotriploïdes conduisent à une modification des profils de recombinaison, permettant pour la première fois de brasser la diversité génétique dans des régions présentant une absence totale de COs chez le diploïde et donc un fort déséquilibre de liaison.



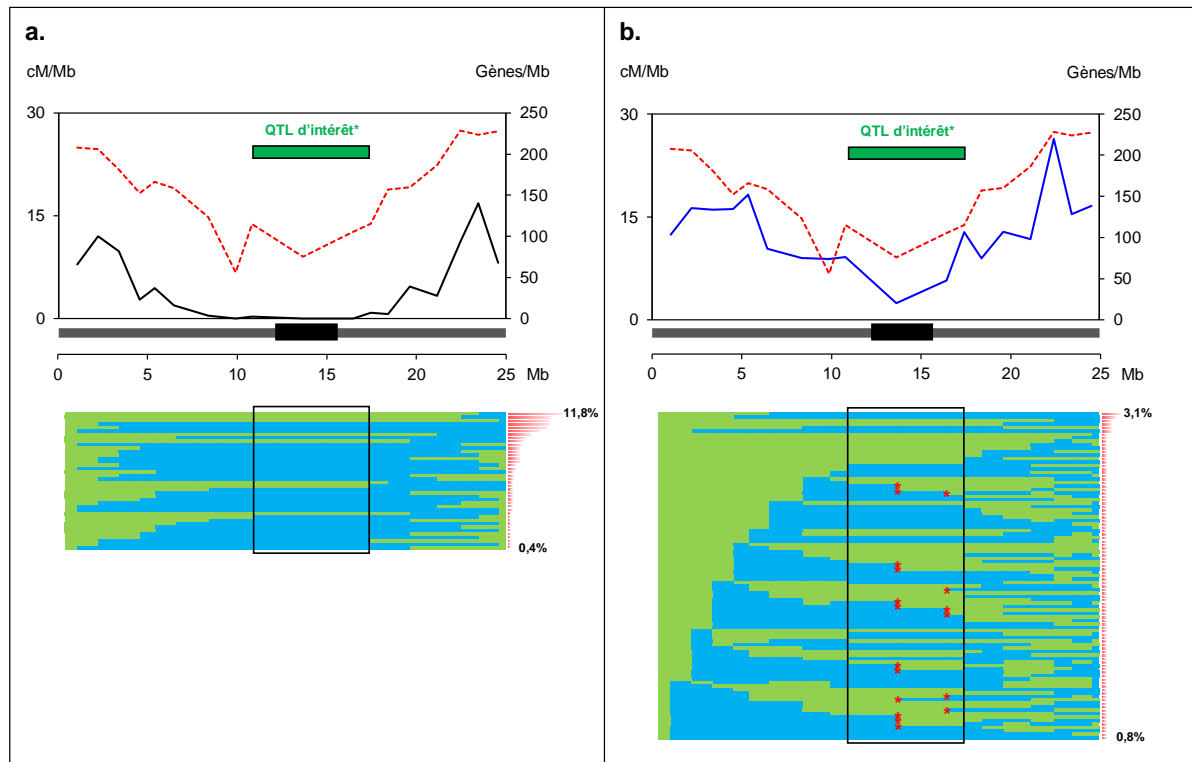
**Figure 3. Fréquences de recombinaison le long des 10 chromosomes A en cM par Mb chez les hybrides diploïde AA et allotriploïde AAC.** Les chromosomes sont représentés par les barres grises et les centromères sont indiqués par les rectangles noirs. Sur les graphiques au-dessus de chaque chromosome, la distribution des COs est représentée pour les descendance des hybrides diploïde AA (lignes noires) et allotriploïde AAC (lignes bleues). Pour chaque intervalle entre marqueurs SNPs adjacents, l'hétérogénéité des fréquences de recombinaison a été évaluée par des tests  $\chi^2$  et les différences significatives entre les hybrides AA et AAC à un seuil de 5% sont indiquées par les régions grisées.

**Figure 3. Recombination rates along the 10 A chromosomes in cM per Mbp for the diploid AA and allotriploid AAC hybrids.** The chromosomes are represented graphically by grey bars and the superimposed black boxes correspond to the centromeres. On the graphics above each chromosome are represented the COs distribution of the progenies deriving from diploid AA (by solid black lines) as well as allotriploid AAC hybrids (by solid blue lines). For each interval between adjacent SNP markers, the heterogeneity of CO rates was assessed using Chi-squared tests and significant differences at a threshold of 5% were indicated between AA and AAC in grey.

### 3. Apport de l'utilisation d'allotriploïdes dans les programmes d'amélioration du colza

Modifier le nombre mais également la position des événements de recombinaison revêt d'un intérêt capital en sélection variétale et plus particulièrement dans le cas du colza. En effet, il n'existe aujourd'hui aucune forme spontanée de colza et l'ensemble des variétés actuelles dérivent toutes de deux cultivars ayant permis d'améliorer la qualité de la graine *via* la suppression de l'acide érucique et la réduction de la teneur en glucosinolates (Gallais & Bannerot, 1992). Ainsi, l'exploitation d'intermédiaires allotriploïdes, par croisement entre le colza et l'un de ses progéniteurs, est l'une des stratégies envisageables pour enrichir le pool génétique du colza. Mieux, de par la modification de fréquence et de distribution des COs qui se produit au cours de la méiose des allotriploïdes AAC, il semble possible de restreindre l'introgession de variabilité aux caractères présentant un intérêt agronomique provenant de la navette. En effet, comme illustré pour le chromosome A05 (**Fig. 4**), une plus grande diversité de structures génétiques est observée à partir des 105 gamètes recombinants issus de l'allotriploïde par rapport aux 246 issus du diploïde. L'emploi d'hybrides allotriploïdes AAC permet pour la première fois de faire ségréger dans la descendance les 3100 loci (~8,4% des gènes totaux du génome A) identifiés dans des régions non recombinantes chez les hybrides AA ainsi que chez le colza. Enfin, l'exploitation d'allotriploïdes AAC pourrait également présenter un intérêt pour le clonage de gènes ou pour améliorer la précision de détection de loci impliqués dans la variation d'un caractère quantitatif (*Quantitative Trait Loci* - QTL) chez le colza. Pour exemple, en se basant sur la détection de QTL impliqués dans les composantes du rendement et de la qualité de la graine réalisée par Bouchet *et al.* (2016), il semble possible de réduire la taille d'un QTL identifié sur le groupe de liaison A05 du colza (**Fig. 4**). En effet, dans cette région génomique d'environ 7 Mb, aucun CO n'est observé parmi les 329 plantes produites à partir du diploïde AA alors que 18 COs sont identifiés avec seulement 109 plantes obtenues *via* l'hybride AAC.





**Figure 4.** Fréquence de recombinaison le long du chromosome A05 en cM par Mb chez (a) l'hybride diploïde AA (courbe noire) et (b) l'hybride allotriploïde AAC (courbe bleue). La densité en gènes le long du chromosome A05 est indiquée par la courbe en pointillés rouges exprimée en gènes/Mb d'après l'assemblage du génome de la navette *B. rapa* cv 'Chiifu' (Wang *et al.*, 2011). Les différentes structures génétiques des gamètes recombinants observées dans les descendance des hybrides AA et AAC sont représentées sous chaque graphique avec leur fréquence indiquée par l'histogramme en rouge. La zone délimitée par un rectangle vert correspond à l'intervalle d'un QTL impliqués dans les composantes du rendement et de la qualité de la graine détecté par Bouchet *et al.* (2016), et les étoiles rouges dans cette zone indiquent les événements de COs.

**Figure 4.** Recombination rate along the A05 chromosome in cM per Mb for (a) the diploid AA hybrid (black line) and (b) the allotriploid AAC hybrid (blue line). The genes density along the A05 chromosome is indicated by the dotted red line expressed in genes/Mb from the genome assembly of *B. rapa* cv 'Chiifu' (Wang *et al.*, 2011). The genetic structures of recombinant gametes observed from the progenies of the AA and AAC hybrids are represented under each graph with their frequency indicated by the histogram on the right. The area delimited by a green rectangle corresponds to the interval of a QTL involved in yield and seed quality components detected by Bouchet *et al.* (2016), and the red stars indicate COs events in this area.

#### D. Conclusions et perspectives

Nos résultats, confirmés sur plusieurs fonds génétiques (Pelé *et al.*, publication soumise), démontrent que l'exploitation d'allotriploïdes AAC permet d'accroître considérablement le nombre de COs formés entre chromosomes homologues A et de modifier leur distribution. Etant donné que de premières observations indiquent un phénomène semblable chez les allotriploïdes CCA ( $2n=3x=28$ ), issus du croisement entre le colza et le chou (Chèvre A.M., données non publiées), l'exploitation d'intermédiaires allotriploïdes dans les programmes d'amélioration du colza présente d'importants avantages. En effet, en plus d'optimiser le brassage génétique de la diversité, l'utilisation d'allotriploïdes pourrait permettre de réintroduire chez le colza de la variabilité issue de ses progéniteurs tout en limitant la taille

des régions génomiques introgressées aux seules zones d'intérêt agronomique. Les mécanismes liés aux variations du nombre et surtout de la distribution des COs, affectée particulièrement au voisinage des régions centromériques, restent à élucider. Dans ce but, nous avons également cherché à identifier le ou les chromosomes C responsables de la modification de fréquence et de distribution des COs chez les allotriploïdes AAC. Nos résultats démontrent que ces variations dépendent essentiellement d'un chromosome C spécifique (C09), suggérant un contrôle génétique (Pelé *et al.*, publication en préparation). L'étude de ce chromosome pour identifier le ou les gènes impliqués revêt donc un intérêt capital non seulement pour l'amélioration du colza mais également pour comprendre les mécanismes de régulation de la recombinaison méiotique.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) BOUCHET A.S., LAPERCHE A., BISSUEL-BELAYGUE C., BARON C., MORICE J., *et al.* 2016. - Genetic basis of nitrogen use efficiency and yield stability across environments in winter rapeseed. *BMC genetics*. **17(1)**, 131.
- (2) CHALHOUB B., DENOEUDE F., LIU S., PARKIN I.A.P., TANG H., *et al.* 2014. - Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome. *Science*. **345(6199)**, 950-953.
- (3) CHENG F., SUN R., HOU X., ZHENG H., ZHANG F., *et al.* 2016. - Subgenome parallel selection is associated with morphotype diversification and convergent crop domestication in *Brassica rapa* and *Brassica oleracea*. *Nature Genetics*. **48**, 1218-1224.
- (4) DESAI A., CHEE P.W., RONG J., MAY O.L. AND PATERSON A.H. 2006. - Chromosome structural changes in diploid and tetraploid A genomes of *Gossypium*. *Genome*. **49(4)**, 336-345.
- (5) GALLAIS A. AND BANNEROT H. 1992. - Amélioration des espèces végétales cultivées. Objectifs et critères de sélection : Editions Quae. 768 pp.
- (6) NAGAHARU U. 1935. - Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Jap. J. Bot.* **7**, 389-452.
- (7) LEFLON M., EBER F., LETANNEUR J.C., CHELYSHEVA L., CORITON O., *et al.* 2006. - Pairing and recombination at meiosis of *Brassica rapa* (AA) x *Brassica napus* (AACC) hybrids. *Theoretical and Applied Genetics*. **113(8)**, 1467-1480.
- (8) LEFLON M., GRANDONT L., EBER F., HUTEAU V., CORITON O., *et al.* 2010. - Crossovers get a boost in *Brassica* allotriploid and allotetraploid hybrids. *The Plant Cell*. **22(7)**, 2253-2264.
- (9) LOMBARD V. and DELOURME R. 2001. - A consensus linkage map for rapeseed (*Brassica napus* L.): construction and integration of three individual maps from DH populations. *Theoretical and Applied Genetics*. **103(4)**, 491-507.
- (10) MERCIER R., MEZARD C., JENCZEWSKI E., MACAISNE N. and GRELON M. 2015. - The molecular biology of meiosis in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* **66**, 297-327.
- (11) PECINKA A., FANG W., REHMSMEIER M., LEVY A.A. and SCHEID O.M. 2011. - Polyploidization increases meiotic recombination frequency in *Arabidopsis*. *BMC biology*. **9(1)**, 24.
- (12) PELÉ A., TROTOUX G., EBER F., LODÉ M., GILET M., *et al.* 2017. - The poor lonesome A subgenome of *Brassica napus* var. Darmor (AACC) may not survive without its mate. *New Phytologist*. **213(4)**, 1886-1897.
- (13) SUAY L., ZHANG D., EBER F., JOUY H., LODE M., *et al.* 2014. - Crossover rate between homologous chromosomes and interference are regulated by the addition of specific unpaired chromosomes in *Brassica*. *New Phytologist*. **201(2)**, 645-656.
- (14) Wang X., Wang H., Wang J., Sun R., Wu J., *et al.* 2011. - The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nature genetics*. **43(10)**, 1035-1039.