

Distorsions de ségrégation et amélioration génétique des plantes (synthèse bibliographique)

Fatimata Bintou Hassedine Diouf, Guy Mergeai

Univ. Liège - Gembloux Agro-Bio Tech. Unité de Phytotechnie tropicale et Horticulture. Passage des Déportés 2. B-5030 Gembloux (Belgique). E-mail : hassedine@yahoo.fr

Reçu le 30 mai 2011, accepté le 28 août 2012.

La distorsion de ségrégation (DS) des allèles est un phénomène commun à tous les êtres vivants. Décrite comme une grande force de l'évolution, elle est causée par divers facteurs génétiques ou physiologiques, influencés par l'environnement. Aléatoires ou non, les facteurs de distorsion de ségrégation ont des effets considérables sur l'amélioration des cultures et la cartographie de leur génome. L'analyse de nombreux résultats impliquant une distorsion de ségrégation d'allèles a permis la caractérisation partielle des causes et des effets de ce phénomène. Les résultats obtenus montrent que l'importance de la DS dépend du type de marqueurs moléculaires utilisés et de la nature des populations étudiées. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour une meilleure identification des facteurs générateurs de distorsion de ségrégation et une plus précise évaluation de leurs effets. La réalisation de cartographies génétiques denses, associée à des analyses cytogénétiques, devraient permettre de rapides progrès.

Mots-clés. Ségrégation, gène, *locus*, carte génétique, marqueur génétique, amélioration des plantes, phytogénétique.

Segregation distortions and their consequences for plant breeding: a review. Distortion of allele segregation is a phenomenon common to all living organisms. Described as a great force of evolution, this phenomenon is caused by various genetic or physiological factors. Random or not, the factors involved in segregation distortion have significant effects on crop improvement and on the mapping of crop genomes. Analysis of numerous results involving a distortion of the segregation of alleles was used to characterize partially the causes and effects of this phenomenon. The results obtained show that the importance of segregation distortion depends on the type of molecular markers used and the nature of the populations investigated. Further research is needed to better identify and locate the factors causing segregation distortion, and to better assess and to understand their effects. The development of dense genetic maps, combined with cytogenetic analysis, would allow rapid progress in this area.

Keywords. Segregation, genes, *loci*, genetic maps, genetic markers, plant breeding, plant genetics.

1. INTRODUCTION

La distorsion de ségrégation (DS) est un phénomène commun aux animaux et aux végétaux (Taylor et al., 2003). Elle peut être définie comme une déviation significative des proportions des individus d'une classe génotypique donnée au sein d'une population ségrégant (Xu et al., 1997 ; Castro et al., 2011). La DS va à l'encontre des lois fondamentales de la génétique mendélienne qui reposent sur la transmission prévisible des allèles d'un parent à ses descendants et sur la détermination des génotypes à partir des allèles transmis. La DS a été décrite pour la première fois chez le maïs par Mangelsdorf et al. (1926). Elle a été par la suite observée chez presque toutes les grandes cultures : le riz (Nakagahra, 1972), la tomate (Paterson

et al., 1988), l'orge (Graner et al., 1991), le blé tendre (Endo, 1990), le cotonnier (Rooney et al., 1991), le sorgho (Pereira et al., 1994), la luzerne (Echt et al., 1994), les agrumes (Luro et al., 1995), le café (Ky et al., 2000), le pois chiche (Castro et al., 2011). L'intérêt suscité par la découverte du phénomène s'est accentué avec le développement des marqueurs moléculaires. Ces derniers ont permis des études plus précises et plus approfondies de la génétique des plantes supérieures, ainsi que la mise en évidence d'un nombre toujours plus important de DS (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b ; Liu et al., 2010).

Face au besoin toujours croissant de créer de nouvelles variétés capables de répondre à des besoins spécifiques, d'importants progrès ont été réalisés par l'exploitation de la variabilité génétique qu'offrent les

espèces sauvages en caractères d'intérêt agronomique. Cependant, lors du flux de gènes, un allèle peut être présent dans plus de la moitié des gamètes féconds, et peut devenir de plus en plus fréquent dans la population, même s'il a un effet délétère. Ce comportement dit de « gène égoïste » ou de « conflits génétiques » a été décrit par Crow et al. (1988) et va entraîner une DS chez les êtres vivants. Les DS ont des origines diverses. Elles sont spécifiquement liées à l'espèce, au type de population, à la direction du croisement, au type de marqueur moléculaire et à l'environnement (Xu et al., 1997 ; Lu et al., 2002 ; Song et al., 2006). D'après Lorieux et al. (1995a, 1995b), une DS peut être due soit à :

- une sélection gamétique ; dans ce cas, la distorsion est la conséquence d'un déroulement anormal de la méiose. Les gamétophytes sont alors moins viables ou moins fertiles ;
- une sélection zygotique ; ici, ce sont les individus d'un groupe qui se révèlent être moins viables. La distorsion est dans ce cas généralement due à un remaniement structural chromosomique comme la translocation.

Il paraît donc évident qu'il est d'une importance capitale de prendre en compte la question de la DS en amélioration des plantes dans les processus de sélection au sein des descendance en ségrégation. Cependant, malgré son importance, l'impact de la DS sur l'amélioration des plantes est peu étudié. C'est ainsi que nous nous proposons de résumer, sous forme de revue, les différents facteurs qui entraînent une distorsion de ségrégation et leurs effets en amélioration des plantes.

2. INTENSITÉ DE LA DISTORSION DE SÉGRÉGATION SELON LE TYPE DE POPULATION

La DS concerne tous les types de populations. Néanmoins, les recherches effectuées chez le sorgho, la tomate, le chou, le maïs et le cotonnier ont montré que les déviations observées sont accentuées si les espèces croisées sont très éloignées (Xu et al., 1997 ; Lu et al., 2002 ; Li et al., 2007). Dans ce cas, la distorsion est généralement causée par des différences structurelles entre les chromosomes qui peuvent conduire à un large éventail d'anomalies cytogénétiques et à une ségrégation inégale (Rick et al., 1953). Durant le processus de sélection, selon le schéma adopté, les DS sont fortement observées chez les populations issues de lignées haploïdes doublées et de lignées recombinantes. Chez les populations d'haploïdes doublés, certains gènes létaux deviennent homozygotes et s'expriment avec un taux élevé de distorsion de

ségrégation (Song et al., 2006). Lashermes et al. (2001) ont trouvé entre des populations haploïdes doublées et les populations provenant de test *cross* issues des mêmes clones de café, 40 % de différence sur les pourcentages des marqueurs présentant une distorsion de ségrégation. Les mêmes résultats ont été obtenus par Song et al. (2005) comparant les cartes génétiques de *backcross* (BC_1) et d'haploïdes doublés issus d'une population interspécifique de cotonniers résultant du croisement *G. hirsutum* L. x *G. barbadense* L. Les lignées recombinantes occupent aussi une bonne place parmi les populations sensibles à la distorsion de ségrégation. D'après Wang et al. (2004), cette aptitude à être facilement biaisée est généralement liée à l'environnement et à la pression de la sélection sur plusieurs générations d'autofécondation. En effet, Lu et al. (2002) ont trouvé une relation positive entre le nombre de méioses et la fréquence de détection des DS. Une fois les parents choisis, une descendance en ségrégation de plusieurs dizaines d'individus sera nécessaire pour obtenir un échantillon d'évènements méiotiques suffisant pour estimer le plus précisément possible les taux de recombinaison. Enfin, de tous les types de populations, celles issues de *backcross* ont habituellement les pourcentages de distorsion les plus faibles (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b ; Song et al., 2006).

Par ailleurs, chez les populations issues de croisements intraspécifiques, des distorsions de ségrégation avec peu d'impact sur l'appariement des chromosomes au cours de la méiose et sur la fertilité ont été observées (Slocum et al., 1990). La cause pourrait être de petits réarrangements chromosomiques, des liaisons avec un *locus* incompatible (Wricke et al., 1985), ou une liaison avec un allèle létaux au niveau des gamètes (Wagner et al., 1992).

3. IDENTIFICATION, DIRECTION ET LOCALISATION DES DISTORSIONS DE SÉGRÉGATION

L'avènement des marqueurs moléculaires a permis d'améliorer l'efficacité de la sélection par un gain de temps, un meilleur contrôle des recombinaisons et une meilleure précision dans la prédiction de la valeur génotypique des individus candidats à la sélection. Étant donné que les marqueurs moléculaires sont neutres vis-à-vis du phénotype, lorsqu'un marqueur moléculaire montre une distorsion de ségrégation, c'est qu'il est fortement lié à un allèle dont il ne fait que subir la déviation. Néanmoins, lorsqu'il y a distorsion de ségrégation, la déviation chez les marqueurs co-dominants est moins affectée que chez les marqueurs dominants (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b). Ne sachant pas comment exploiter les

marqueurs révélant une distorsion, ces derniers sont généralement placés sur les cartes génétiques comme s'ils étaient mendéliens, entraînant ainsi de fausses conclusions. Par ailleurs, ils sont parfois écartés de l'analyse pour éviter des inexactitudes dans les cartes génétiques, ce qui peut entraîner d'importantes pertes de données. De ce fait, la liaison entre un marqueur et un gène distorateur de ségrégation doit être prise en compte dans l'estimation des fréquences de recombinaison entre deux marqueurs. Il en va de même pour le type de marqueur qui, d'après Lorieux et al. (1995a ; 1995b), est significativement lié à l'importance de la distorsion de ségrégation observée. Ces auteurs ont en outre montré que l'estimation des fréquences de recombinaison entre marqueurs co-dominants est moins affectée par une distorsion de ségrégation que chez les marqueurs dominants. Parce que les distorsions de ségrégation chez les plantes peuvent entraîner une déviation orientée vers l'un des parents d'un croisement (Lu et al., 2002 ; Song et al., 2006). Toutefois, le cas le plus décrit est l'observation d'un taux d'hétérozygotie plus élevé que le taux attendu (Song et al., 2005 ; Song et al., 2006). La distorsion de ségrégation peut aussi être spécifique à des zones précises appelées régions de distorsion de ségrégation (RDS). En effet, certaines régions sont propices à la distorsion de ségrégation : il s'agit de zones où de nombreuses distorsions de *loci* sont toujours étroitement regroupées chez une plante donnée (Xu et al., 1997 ; Lu et al., 2002). Dans ce cas, en fonction du facteur en cause, les marqueurs sont biaisés de la même façon et au niveau de la même RDS ciblée. Selon Xu et al. (1997), Lu et al. (2002), Song et al. (2006) et Castro et al. (2011), ces distorsions de ségrégation ciblées dans des RDS sont d'habitude considérées comme étant liées à des *loci* de distorsion de ségrégation (LDS). Lorsque plusieurs populations montrent la présence du même LDS ou d'autres gènes inconnus susceptibles de causer la distorsion de ségrégation, elles présentent une distorsion de ségrégation dans la même région chromosomique (Lu et al., 2002 ; Castro et al., 2011). Des régions chromosomiques associées à des distorsions de ségrégation ont été ainsi identifiées chez le maïs, le riz et le pois chiche (Gardiner et al., 1993 ; Xu et al., 1997 ; Castro et al., 2011). De même, on trouve également chez le cotonnier plusieurs régions à fortes distorsions de ségrégation (Han et al., 2004 ; Song et al., 2006 ; Yu et al., 2007 ; He et al., 2008).

4. LES FACTEURS DE DISTORSION DE SÉGRÉGATION

Les distorsions de ségrégation sont causées par une multitude de facteurs génétiques et physiologiques qui peuvent survenir de manière ciblée ou aléatoire.

4.1. Les facteurs non aléatoires

Habituellement, un regroupement non aléatoire de marqueurs avec distorsions de ségrégation est dû à l'effet sélectif de *loci* de distorsion de ségrégation (LDS) (Xu et al., 1997 ; Lu et al., 2002 ; Song et al., 2006 ; Castro et al., 2011). Chez les plantes, la distorsion de ségrégation est souvent attribuée à la sélection gamétique, à la sélection zygotique ou à la combinaison des deux (Endo, 1990 ; Xu et al., 1997 ; Blair et al., 2006). Ces deux types de sélection peuvent être contrôlés par des LDS qui agissent respectivement avant et après la fécondation. Les LDS qui agissent lors de la formation des gamètes ne peuvent changer qu'indirectement les ratios génotypiques des zygotes, en altérant les ratios des gamètes, alors que les LDS qui s'expriment après la fécondation affectent directement les ratios génotypiques du zygote (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b ; Song et al., 2006). Les LDS peuvent agir sur :

- la létalité ou l'avortement du pollen (Rick, 1966),
- les tubes polliniques avec une inégalité des chances dans la capacité de pollinisation (Mangelsdorf et al., 1926),
- la fécondation préférentielle (Endo, 1990).

L'avortement et la compétition des tubes polliniques sont des exemples de sélection gamétique qui sont très souvent observés lorsqu'il y a distorsion de ségrégation. La DS peut survenir aussi bien au niveau des gamètes femelles que des gamètes mâles (Endo, 1990 ; Xu et al., 1997 ; Lu et al., 2002 ; Castro et al., 2011). Néanmoins, en présence d'un facteur de distorsion de ségrégation, les gamétophytes mâles sont généralement plus sensibles (Endo, 1990 ; Xu et al., 1997 ; Lu et al., 2002 ; Song et al., 2006). Cependant, on peut citer certains LDS qui agissent simultanément sur le micro et le macrogamétophyte comme chez les gamètes *Ga* éliminateurs de gènes chez la tomate (Rick, 1966). En réalité, ce sont les allèles ou gènes de distorsion de ségrégation qui sont situés sur les LDS. Ces gènes représentent généralement des allèles dominants nommés gènes « gamétocides » symbolisés par (*Ga*) (Nakagahra, 1972 ; Endo, 1990 ; Rooney et al., 1991). Beaucoup de gènes gamétocides ont été identifiés et cartographiés. Ils sont corrélés à la sélection gamétique et donc à la distorsion de ségrégation détectée chez certaines populations ségrégantes de riz et de tomate (Rick, 1966 ; Xu et al., 1997). Ces allèles dominants au niveau d'un seul *locus* mendélien confèrent un avantage sélectif marqué aux gamètes qui les contiennent créant ainsi des RDS (Xu et al., 1997 ; Lu et al., 2002 ; Castro et al., 2011). En cas d'introduction d'un gène provoquant une distorsion de ségrégation dans une population, les marqueurs à proximité auront tendance à présenter les mêmes distorsions. C'est notamment le

cas chez le maïs, comme relaté par Song et al. (2006), où 14 RDS ont été détectées, dont quatre sont localisées sur les régions où la sélection gamétique a été signalée. De plus, les résultats obtenus chez le riz avec 13 gènes gamétocides identifiés et cartographiés laissent croire qu'une distorsion de ségrégation à un *locus* spécifique marqué est principalement due à une liaison de ce marqueur à un gène gamétocide situé à proximité de ce dernier sur le même chromosome (Iwata et al., 1964 ; Cheng et al., 1996).

4.2. Les facteurs aléatoires

Les gènes de létalité, les mutations, les instabilités chromosomiques et l'hétérozygotie structurelle peuvent entraîner des distorsions de ségrégation. Ces facteurs provoquent de manière aléatoire sur le chromosome des distorsions de ségrégation des marqueurs spécifiques qui leurs sont associés.

Les gènes de létalité. Un allèle léthal est une forme mutante d'un gène qui entraîne la mort de l'individu à l'état homozygote s'il est récessif ou hétérozygote s'il est dominant. Dans le cas d'un allèle léthal dominant, il est automatiquement éliminé parce que les individus qui le portent ne survivent pas. Les LDS peuvent aussi être parfois liés à des allèles létaux récessifs. Toutefois, l'association des allèles létaux avec les systèmes distorateurs devrait être sélectivement favorisée, mais seulement quand ils permettent l'élimination précoce de la composante reproductive déjà stérile à l'état homozygote (Lyttle, 1991).

Les mutations et les instabilités chromosomiques. Déterminées par des facteurs non contrôlés, les mutations se produisent inévitablement dans le cycle naturel de la vie (Robert, 1983). Les mutations peuvent être la conséquence de différences structurelles des chromosomes comme chez les hybrides interspécifiques (Luro et al., 1995). En outre, certains gènes gamétocides induisent aussi des mutations chromosomiques sur les gamétophytes ou les zygotes, comme observées chez le blé tendre (Endo, 1990). Elles sont sources d'instabilités chromosomiques qui peuvent entraîner des distorsions de ségrégation au niveau des groupes de liaison (Song et al., 2006). Cette instabilité se traduit par de multiples types de cassures de la chromatine, des chromosomes et d'autres remaniements des noyaux des cellules (Endo, 1990 ; Livingstone et al., 1999 ; Rong et al., 2004). Elle conduit chez les espèces cultivées à l'apparition d'aneuploïdes, de polyploïdes (duplication complète du génome), de duplications géniques, de translocations et d'inversions. D'après Lagercrantz (1998), elles constituent le facteur majeur du réarrangement extensif du génome chez *Brassica nigra* L.

L'hétérozygotie structurelle. Très peu documentée, l'hétérozygotie structurelle peut accentuer l'effet d'un *locus* soumis à sélection par de grands fragments chromosomiques étrangers, voire à un ou plusieurs chromosomes entiers. C'est un problème majeur dans le cadre de l'introgession de caractères d'intérêt d'espèces dites sauvages vers une espèce cultivée. Dans ce cas, seule la comparaison avec une carte ne comportant pas de distorsion de ségrégation pourrait confirmer les liaisons déterminées. Luro et al. (1995) ont montré que chez le mandarinier, la contre sélection de chromosomes entiers pourrait provenir des conséquences d'une hétérozygotie structurelle et d'une sélection gamétique favorable à un ou plusieurs allèles.

4.3. Les facteurs favorisant la distorsion de ségrégation

Habituellement, presque tous les facteurs qui provoquent une distorsion de ségrégation sont la conséquence d'une dérive génétique et/ou des conditions de l'environnement.

La dérive génétique. Les distorsions de ségrégation sont des éléments génétiques qui exposent un phénomène de « dérive » ou « biais » méiotique (Crow et al., 1988). D'importantes études théoriques ont conduit à des prédictions précises sur l'évolution des *loci* distorateurs de ségrégation, leurs *loci* cibles, les forces des agents modificateurs de la dérive méiotique, ainsi que les modalités des liaisons entre ces divers éléments. En effet, lors de la gamétogenèse, le gamétophyte est le siège de la multiplication et de la formation des cellules reproductrices au cours desquelles surviennent beaucoup de conflits génétiques. Tout se passe au niveau des centromères qui constituent d'importants sites de réarrangement chromosomique et qui jouent un rôle important lors de la méiose et de la mitose (Livingstone et al., 1999). Ainsi, lors de la méiose dans une cellule hétérozygote, l'allèle qui a le pouvoir de biaiser la ségrégation sera sélectionné au fil des générations. Cependant, pour que la dérive génique s'applique à tous, il doit y avoir des liens suffisamment étroits entre le distorateur de ségrégation et son *locus* cible pour permettre la génération de liens déséquilibrés (Lyttle, 1991).

Les conditions environnementales. Le type de sol, la température, les précipitations et/ou l'altitude peuvent causer des variations hétérogènes entre différents sites. L'interaction de ces éléments peut conditionner des avantages sélectifs et la pénétrance des facteurs génétiques (Li et al., 2007). En effet, les facteurs environnementaux peuvent provoquer une

variation dans les caractères quantitatifs. La diversité génétique peut ainsi résulter de la diversification des allèles et des gènes en interaction (épistasie) dont les expressions sont fortement influencées par l'environnement (Sano, 2005). Il faut noter que l'importance des flux de gènes est liée aux conditions environnementales. Ce qui peut entraîner un changement rapide de l'architecture génétique des plantes, causant l'émergence de nouveautés telles que les DS. De ce fait, il est difficile de séparer les effets des facteurs génétiques (G) et des facteurs environnementaux (E) sur les DS qui sont un peu la conséquence de l'interaction des deux (Xu et al., 1997 ; Vancetovic, 2008). Xu et al. (1997) ont ainsi montré que sur plusieurs générations, certaines populations recombinantes issues d'une seule graine représentent l'effet cumulatif des facteurs $G \times E$ qui devient plus prononcé avec la progression des autofécondations. D'autre part, l'environnement a un avantage sélectif sur les RDS (Xu et al., 1997). De ce fait, une forte héritabilité des distorsions de ségrégation sera détectée dans tous les types d'environnement (Xu et al., 1997), alors qu'une faible héritabilité des distorsions sera influencée par l'environnement et ne sera donc détectée que si les conditions sont contrôlées. Sachant que la distorsion de ségrégation peut se produire à tous les stades de la gamétogenèse et/ou après celle-ci, ses effets ne seront détectés que chez les descendances (Xu et al., 1997).

Cependant, aussi nombreux que soient les facteurs de distorsion de ségrégation, il est important de savoir qu'une simple erreur de génotypage et de statistique durant l'analyse génétique des populations peut conduire à une distorsion (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b).

5. CARTOGRAPHIE GÉNÉTIQUE DES LOCI AVEC DISTORSION DE SÉGRÉGATION

En cartographie, la stratégie consiste à déterminer les groupes de liaison et ordonner les marqueurs au sein des groupes de liaison. Cependant, tous les algorithmes de cartographie actuellement développés sont construits sur l'hypothèse d'une ségrégation mendélienne des marqueurs (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b). Cette méthodologie peut conduire à des erreurs en présence de DS parce que dans une population, les marqueurs liés à un LDS sont généralement biaisés. En effet, une étroite liaison entre un marqueur et un LDS conduit à une grande valeur de χ^2 , mettant ainsi en évidence une DS (Song et al., 2006). Par conséquent, la localisation du LDS pourrait être de prime abord déterminée lorsque les valeurs du χ^2 sont tracées en fonction de la

localisation du marqueur biaisé (Cheng et al., 1996). Alors, des régions chromosomiques de distorsion de ségrégation seront identifiées lorsque les LDS ségrègent dans plusieurs populations. C'est le cas du maïs chez qui plusieurs RDS ont été observées en comparant la distribution des marqueurs biaisés dans quatre populations : F_2 Syn, RIL, $F_{6,7}$, F_2 (Lu et al., 2002). Iwata et al. (1964) ont estimé les valeurs des fréquences de recombinaison et la différence de capacité de fécondation des gamètes mâles en utilisant des populations ségrégantes F_2 et F_3 dérivées du croisement entre un mutant et des lignées testeuses. Avec cette méthode, ils sont les premiers à décrire une liaison entre un facteur de létalité et deux marqueurs morphologiques, et ils ont pu identifier 12 gènes gamétocides chez le riz. Cheng et al. (1996) ont quant à eux développé une méthode pratique pour estimer la recombinaison entre le *locus* du facteur létal et les marqueurs voisins. Les données d'une F_2 ségrégante sont nécessaires pour estimer la relative viabilité ou la capacité de fécondation des gamètes ou encore la viabilité des zygotes affectés par le facteur de létalité dans une population (Castro et al., 2011). Les modèles de sélection (gamétique, gamétique et zygotique, zygotique) du *locus* des facteurs de létalité peuvent aussi être déterminés. Avec cette méthode, Cheng et al. (1996) ont localisé avec succès au niveau du chromosome 11 du riz, le *locus* du facteur de létalité qui cause une sélection gamétique partielle chez les deux parents mâle et femelle. Ils ont aussi indiqué que la chance de fécondation des gamètes mâles et femelles possédant le facteur létal est en moyenne de 41,5 % par rapport à celle du gamète normal. Fu et al. (1994) et Mitchell-Olds (1995) ont aussi développé une stratégie pour estimer la recombinaison entre les gènes de viabilité et les marqueurs voisins de ceux-ci après plusieurs générations d'autofécondations. Toutes ces méthodes mentionnées ont en commun un *locus* de distorsion de ségrégation présent par chromosome. Cependant, lorsqu'il y a plusieurs *loci* de distorsion de ségrégation par chromosome, la valeur de la recombinaison et les effets génétiques estimés par ces méthodes deviennent inefficaces et biaisés (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b). Pour surmonter cette difficulté, Song et al. (2006) rapportent l'utilisation de la méthode des multipoints pour estimer l'emplacement et les effets génétiques des LDS dans une population issue de *backcross*. D'après ces auteurs, il est possible avec cette méthode d'analyser efficacement le nombre, les positions et les effets des LDS chez les organismes qu'on peut facilement autoféconder et pour lesquels une carte avec des marqueurs à grande résolution a déjà été développée. On peut même envisager, avec quelques changements, étendre ces analyses à d'autres types de populations.

6. IMPLICATION DE LA DISTORSION DE SÉGRÉGATION EN AMÉLIORATION DES PLANTES

Les nombreux mécanismes induisant la distorsion de ségrégation ont généralement des effets délétères sur la fertilité, la croissance, la viabilité et le phénotype. Ces effets ne sont que le reflet des perturbations intrinsèques à la plante. Étant donné l'importance de la cartographie des caractères quantitatifs (QTL) en amélioration des cultures, l'influence des distorsions de ségrégation sur l'analyse des QTL doit être négligeable pour une bonne interprétation des cartes (cartographie des distances et ordre des marqueurs). Si la fréquence de recombinaison ou l'ordre des marqueurs sont déterminés de manière incorrecte, les hypothèses de base de l'analyse des QTL seront biaisées et les résultats ne seront pas précis. Ainsi, la sélection d'une méthode appropriée pour l'analyse de la cartographie génétique requiert beaucoup d'attention. D'autant plus que de nombreux résultats font état de fausses liaisons lorsqu'il y a distorsion de ségrégation (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b ; Kalo et al., 2000 ; Liu et al., 2010). En effet, chez le caféier, une sélection en faveur des génotypes recombinants et/ou contre les génotypes parentaux a été observée. Elle résulte, d'après Lashermes et al. (2001), d'une surestimation des valeurs des fréquences de recombinaison. L'intensité de la distorsion joue aussi un rôle important. Ainsi, chez *Brassica napus* L., la réduction de l'estimation des fréquences de recombinaison entraîne de petites distorsions de ségrégation, mais qui sont quand même significatives. Par ailleurs, les fortes distorsions orientées vers l'allèle du même parent favorisent la formation de fausses liaisons supplémentaires (Cloutier et al., 1997). Des résultats similaires ont été observés par Kalo et al. (2000) qui ont montré chez la luzerne (*Medicago sativa*) qu'une forte distorsion de ségrégation en faveur des individus hétérozygotes peut artificiellement lier des régions génétiques qui ne le sont pas en réalité.

Cependant, Liu et al. (2010) rapportent que les DS peuvent être ignorées si elles ne sont pas sévères et si leurs effets ne sont pas nécessairement préjudiciables pour les QTL, d'autant plus qu'elles peuvent influencer positivement ou négativement les résultats des analyses statistiques.

7. COMMENT SURMONTER LES DISTORSIONS DE SÉGRÉGATION ?

7.1. En amélioration des cultures

L'introgession de caractères en provenance d'espèces sauvages vers les espèces cultivées est généralement

difficile à cause des barrières d'incompatibilités interspécifiques. Malheureusement, les caractères d'intérêt ciblés sont également souvent accompagnés par des LDS avec des effets sévères sur le phénotype, le développement, la fertilité des plantes et la qualité des graines (Ahloowalia et al., 2004 ; Marais et al., 2010). Pour tenter de dissocier ces liaisons dites délétères, la mutagenèse et l'induction de recombinaisons sont souvent utilisées (Marais et al., 1996 ; Marais et al., 2010). Les techniques de mutagenèse physique, comme l'irradiation aux rayons gamma, sont souvent utilisées dans les programmes de sélection parce qu'elles permettent la rupture du lien entre un gène dit utile et un gène létal, alors que la mutagenèse chimique n'entraîne que des changements de paires de bases. Cependant, l'efficacité des traitements pour provoquer des mutations n'est pas sans conséquences. Des anomalies cytogénétiques ayant des effets sur le phénotypique, une augmentation des avortements des graines et la stérilité des plantes sont généralement observées (Koornneef, 2002 ; Sheidai et al., 2002 ; Diouf et al., 2010). Ces effets indésirables rendent peu efficace l'association hybridation interspécifique et mutagenèse, à cause de la probable multiplication des effets délétères. Ainsi, pour minimiser les perturbations du génome, l'induction de recombinaisons par de multiples croisements reste la méthode la plus utilisée chez les plantes pour surmonter les DS. La recombinaison a lieu entre le stade tétrade de la sporogénèse et la fin de la maturation gamétique. Des cassures peuvent survenir sur toute la longueur des chromosomes causant l'élimination des gamètes, la perte ou une distribution inégale des chromosomes durant les mitoses qui vont suivre (Endo, 1990 ; Endo, 2002). Cependant, il est à noter que certaines régions chromosomiques sont plus fragiles que d'autres. En effet, il peut arriver que les anomalies soient présentes sur les deux chromosomes homologues d'une paire, suggérant que certaines des aberrations sont induites après la fécondation (King et al., 1993). Plusieurs rétrocroisements d'un hybride de blé, effectués par Marais et al. (2010) pour induire des *crossing over*, ont montré qu'il est possible de séparer complètement le gène gamétocide du gène S13 responsable de la résistance à la rouille des feuilles. D'après Xu et al. (1997), l'utilisation des lignées isogéniques et du matériel pour le clonage des facteurs génétiques pourrait permettre une caractérisation plus approfondie de leur structure moléculaire et de leur fonction. Cette méthodologie aiderait à comprendre et à surmonter les mécanismes sous-jacents qui causent la distorsion de ségrégation dans différents fonds génétiques et types d'environnements.

Cependant, malgré leur efficacité, les techniques utilisées pour surmonter les distorsions de ségrégation en amélioration restent aléatoires et peuvent conduire à des pertes de données intéressantes.

7.2. En cartographie génétique

Généralement, pour éviter que les marqueurs qui montrent une distorsion de ségrégation entraînent des inexactitudes dans la cartographie, ils sont souvent exclus de l'analyse. Cette solution n'est pas sans inconvénients car elle réduit la couverture du génome, d'autant plus que les informations concernant les caractères quantitatifs ou qualitatifs des *loci* peuvent être perdus (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b ; Song et al., 2006). De plus, il n'y a pas de standard approprié pour éliminer les marqueurs biaisés d'une carte génétique. Une autre solution serait de placer les marqueurs biaisés sur la carte comme s'ils étaient mendéliens, au risque d'aboutir à de fausses conclusions (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b ; Song et al., 2006). Même si le test d'indépendance χ^2 et la valeur du Lodscore sont utilisés pour déterminer les effets des distorsions sur les liaisons, l'utilisation de tests de liaison plus stricts a été recommandée pour les marqueurs montrant une distorsion de ségrégation extrême, comme les fortes valeur du LOD ou une très faible fréquence de recombinaison (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b). Ainsi, pour tenir compte des distorsions de ségrégation dans l'analyse des données, Lorieux et al. (1995a ; 1995b) ont développé un modèle avec un maximum de vraisemblance, sur base du fait que la distorsion de ségrégation est généralement causée par une sélection gamétique et zygotique. Ils ont spécifiquement travaillé avec des populations de type *backcross* et F_2 , et avec des marqueurs dominants et co-dominants pour évaluer l'effet du type de marqueurs et du type de population sur la DS. Ainsi, les résultats montrent qu'il n'est pas nécessaire de faire la distinction entre sélection zygotique et gamétique, ni entre marqueurs dominants et co-dominants pour les populations issues de *backcross*. Dans ce cas, il est plus avantageux d'après Lorieux d'utiliser l'estimateur de Bailey (1949). Contrairement au *backcross*, il est nécessaire de faire la distinction, d'une part, entre sélection zygotique et gamétique et, d'autre part, entre marqueurs dominants et co-dominants pour analyser une F_2 avec DS. Ils ont aussi montré que l'estimation des fréquences de recombinaison entre marqueurs co-dominants est moins affectée par la distorsion de ségrégation que les marqueurs dominants qui sont moins informatifs. Compte tenu de ces résultats, il est en général conseillé d'utiliser, si possible, des marqueurs co-dominants lors de la construction de cartes génétiques chez les espèces facilement affectées par les distorsions de ségrégation. Lorieux (2007), se basant sur les résultats obtenus, a mis au point la dernière version d'un logiciel développé pour élaborer des cartes génétiques avec des données ségréantes incluant des marqueurs biaisés. Le logiciel nommé

Mapdisto (<http://mapdisto.free.fr/>) peut être utilisé pour la construction et les dessins de cartes pour des populations de type F_2 , BC_1 , DH et les populations descendant d'une seule graine. La méthodologie de Lorieux est certes efficace, mais comporte cependant des limites. Elle n'a en effet pas pris en compte certains modèles de sélection : par exemple, l'épistasie ou un déroulement anormal de la méiose dû à des remaniements structurels chromosomiques tels que l'hétérozygotie structurelle. Parce qu'en présence d'hétérozygotie structurelle, la solution n'est sans doute pas statistique, elle relève plutôt de la cytogénétique (Lorieux et al., 1995a ; Lorieux et al., 1995b). D'autres logiciels qui disposent d'une option pour analyser des populations ayant une DS ont par la suite été développés, il s'agit de MapManager et PROC QTL (Liu et al., 2010). Certains chercheurs ont aussi prôné l'utilisation de populations sélectives pour réduire l'influence de la distorsion de ségrégation sur la carte génétique. Il s'agit de détecter la progression des distorsions de ségrégation sur des lignées recombinantes, puis tester et ajuster les populations en supprimant les lignées biaisées afin de construire une carte appropriée utilisant les lignées recombinantes ajustées (Wang et al., 2004). Avec cette méthode, Wang et al. (2004) ont ajusté une population de 201 à 184 lignées pour construire une carte appropriée du soja. Toutefois, la meilleure méthode pour analyser des données avec distorsion de ségrégation avec plus de précision est de faire la combinaison de plusieurs modèles. Ainsi, Kalo et al. (2000) ont pu estimer plus précisément les distances génétiques et éliminer de fausses liaisons causées par de fortes distorsions de ségrégation chez la luzerne diploïde (*Medicago sativa* L). Pour ce faire, ils ont associé la formule du maximum de vraisemblance de Lorieux et al. (1995a ; 1995b) et une méthode indépendante non mathématique de Kesseli et al. (1994). De même, la cartographie comparée est aussi un outil qui permet d'identifier de fausses liaisons. Elle a permis à Cloutier et al. (1997) de mettre en évidence chez le maïs des pertes de données et des fausses liaisons. Cependant, il faut noter que ce genre de cartes comparatives est d'habitude plus performant pour un même type de populations ou de croisement (Song et al., 2006).

8. CONCLUSION

Trouvée dans un large éventail d'organismes, la distorsion de ségrégation est un phénomène commun en cartographie génétique. Toutefois, malgré le grand nombre de facteurs de distorsion de ségrégation identifiés, plusieurs questions nécessitent une clarification. D'abord, le nombre et les conséquences exacts des gènes distorateurs ne sont, à notre connaissance, pas

bien déterminés. Ensuite, peu de types de populations cartographiées peuvent être analysés avec les méthodes de cartographie disponibles pour les LDS. De plus, les effets des interactions entre les LDS localisés sur différents chromosomes ne peuvent pas encore être estimés, c'est notamment le cas quand on a affaire à deux marqueurs qui subissent des sélections (zygotique et gamétique) différentes et/ou quand on observe plus de deux allèles par *locus* après croisement entre parents hétérozygotes de type « pseudo F_2 ». Enfin, les modèles avec épistasie conduisant à la sélection préférentielle de certains génotypes, qui font que les modèles étudiés sont biaisés, ne sont non plus pas encore bien étudiés. Néanmoins, la plupart des recherches convergent vers le fait que les distorsions de ségrégation sont plus fréquentes chez les descendances interspécifiques, l'hétérozygotie structurelle y joue probablement un rôle important (Luro et al., 1995 ; Song et al., 2006).

Des études complémentaires devront donc être effectuées chez les plantes pour améliorer notre compréhension de la létalité hybride et de la ségrégation des gènes déviants durant l'introgression de gènes ciblés d'espèces sauvages vers les espèces cultivées. Ceci faciliterait, d'une part, l'identification et l'emplacement de nouveaux LDS, puis l'évaluation correcte et l'utilisation des effets sélectifs des LDS (dans la transmission de gènes d'intérêts avec les gènes gamétocides) et, d'autre part, la production de cartes génétiques précises des résultats de QTLs.

Il est important de noter que les inversions d'ordre dues à l'existence de distorsions de ségrégation ont plus de conséquences sur les QTL que le simple biais d'estimation des distances génétiques. Ainsi, dans le cadre d'un programme d'amélioration, la présence de distorsions de ségrégation dans une région génomique particulière pourrait compromettre l'utilisation de ces marqueurs moléculaires soumis aux effets de sélection. En effet, d'après Luro et al. (1995), il est pratiquement impossible d'utiliser des marqueurs moléculaires pour assister un programme d'introgression quand ces marqueurs sont associés à des fragments de chromosomes porteurs de facteurs de distorsion de ségrégation. Ces facteurs de distorsion peuvent en effet induire des modifications artificielles des fréquences de recombinaison entre allèles et donc laisser faussement croire à l'existence de liaisons entre les *loci* étudiés. Par conséquent, les connaissances sur la génétique de l'espèce étudiée apparaissent déterminantes pour connaître l'origine des distorsions et utiliser la méthode d'estimation la plus appropriée à un programme de cartographie. D'après Lorieux et al. (1995a ; 1995b) et Cloutier et al. (1997), les techniques expérimentales utilisées et l'hétérozygotie résiduelle des lignées parentales aboutissent à des difficultés dans l'assignation des allèles et dans la détermination des groupes de liaisons. Cependant, les avancées

de la recherche en matière d'hybridation *in situ* en fluorescence (FISH) et de séquençage devraient permettre une meilleure connaissance de la nature des gènes responsables de la DS et des mécanismes moléculaires sous-jacents.

Abréviations

LDS : *Loci* de Distorsion de Ségrégation

QTL : Quantitative Trait *Locus*

RDS : Région de Distorsion de Ségrégation

Bibliographie

- Ahloowalia B.S., Maluszynski M. & Nichterlein K., 2004. Global impact of mutation-derived varieties. *Euphytica*, **135**, 187-204.
- Bailey N.T.J., 1949. The estimation of linkage with differential viability, II and III. *Heredity*, **3**, 220-228.
- Blair M.W., Iriarte G. & Beebe S., 2006. QTL analysis of yield traits in an advanced backcross population derived from a cultivated Andean wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. *Theor. Appl. Genet.*, **112**, 1149-1163.
- Castro P. et al., 2011. A segregation distortion *locus* located on linkage group 4 of the chickpea genetic map. *Euphytica*, **179**, 515-523.
- Cheng R., Saito A., Takano Y. & Ukai Y., 1996. Estimation of the position and effect of a lethal factor *locus* on a molecular marker linkage map. *Theor. Appl. Genet.*, **93**, 494-502.
- Cloutier S., Cappadocia M. & Landry B.S., 1997. Analysis of RFLP mapping inaccuracy in *Brassica napus* L. *Theor. Appl. Genet.*, **95**, 83-91.
- Crow J.F. & Dove W.F., 1988. Anecdotal, historical and critical commentaries on genetics: the ultraselfish gene. *Genetics*, **118**, 389-391.
- Diouf F.B.H. et al., 2010. Effect of gamma ray in the progeny of trispecific hybrid (*Gossypium hirsutum* x *G. raimondii*]² x *G. sturtianum*). *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj*, **38**(2), 78-83.
- Echt C.S. et al., 1994. Linkage mapping in diploid alfalfa (*Medicago sativa*). *Genome*, **37**, 61-71.
- Endo T.R., 1990. Gametocidal chromosomes and their induction of chromosome mutations in wheat. *Jpn. J. Genet.*, **65**, 135-152.
- Endo T.R., 2002. Alien introgression in wheat by gametocidal genes. In: *Plant, Animal and Microbe Genomes X Conference: Workshop on plant alien introgression, 12-16.01.2002, Town and Country Convention Centre, San Diego, CA, USA*, http://www.intlpag.org/10/abstracts/PAGX_W239.html, (3/1/2011).
- Fu Y.B. & Ritland K., 1994. On estimating the linkage of marker genes to viability genes controlling inbreeding depression. *Theor. Appl. Genet.*, **88**, 925-932.

- Gardiner J.M. et al., 1993. Development of a core RFLP map in maize using an immortalized F₂ population. *Genetics*, **134**, 917-930.
- Graner A. et al., 1991. Construction of an RFLP map of barley. *Theor. Appl. Genet.*, **83**, 250-256.
- Han Z.G., Guo W.Z., Song X.L. & Zhang T.Z., 2004. Genetic mapping of EST-derived microsatellites from the diploid *Gossypium arboreum* in allotetraploid cotton. *Mol. Genet. Genomics*, **272**, 308-327.
- He D.H. et al., 2008. Dissection of genetic variance of fiber quality in advanced generation from an interspecific cross of *Gossypium hirsutum* and *G. barbadense*. *Plant Breed.*, **127**, 286-294.
- Iwata T., Nagamatsu T. & Omura T., 1964. Abnormal segregation of waxy and apiculus coloration by a gametophyte gene belonging to the first linkage group in rice. *Jpn. J. Breed.*, **14**, 33-39.
- Kalo P. et al., 2000. Construction of an improved linkage map of diploid alfalfa (*Medicago sativa*). *Theor. Appl. Genet.*, **100**, 641-657.
- Kesseli R.V., Paran I. & Michelmore R.W., 1994. Analysis of a detailed genetic linkage map of *Lactuca sativa* (Lettuce) constructed from RFLP and RAPD markers. *Genetics*, **136**, 1435-1446.
- King I.P. & Laurie D.A., 1993. Chromosome damage in early embryo and endosperm development in crosses involving the preferentially transmitted 4Sl chromosome of *Aegilops sharonensis*. *Heredity*, **70**, 52-59.
- Koornneef M., 2002. *Classical mutagenesis in higher plants*. Wageningen, The Netherlands: Department of Genetics, Wageningen University, <http://fds.oup.com/www.oup.co.uk/pdf/0-19-963875-6.pdf>, (1/3/2011).
- Ky C.-L. et al., 2000. Interspecific genetic linkage map, segregation distortion and genetic conversion in coffee (*Coffea* sp.). *Theor. Appl. Genet.*, **101**, 669-676.
- Lagercrantz U., 1998. Comparative mapping between *Arabidopsis thaliana* and *Brassica nigra* indicates that *Brassica* genomes have evolved through extensive genome replication accompanied by chromosome fusions and frequent rearrangements. *Genetics*, **150**, 1217-1228.
- Lashermes P. et al., 2001. Genetic linkage map of *Coffea canephora*: effect of segregation rate in male and female meioses. *Genome*, **44**, 589-596.
- Li W., Lin Z. & Zhang X., 2007. A novel segregation distortion in intraspecific population of Asian cotton (*Gossypium arboreum* L.) detected by molecular markers. *J. Genet. Genomics*, **34**(7), 634-640.
- Liu X. et al., 2010. Progress of segregation distortion in genetic mapping of plants. *Res. J. Agron.*, **4**(4), 78-83.
- Livingstone K.D. et al., 1999. Genome mapping in *Capsicum* and the evolution of genome structure in the Solanaceae. *Genetics*, **152**, 1183-1202.
- Lorieux M., 2007. *MapDisto, a free user-friendly program for computing genetic maps*. Computer demonstration (P958) given at the Plant and Animal Genome XV Conference, 13-17.01.2007, Town and Country Convention Center, San Diego, CA, USA, <http://mapdisto.free.fr>, (1/3/2011).
- Lorieux M. et al., 1995a. Maximum-likelihood models for mapping genetic markers with segregation distortion. 1. Backcross populations. *Theor. Appl. Genet.*, **90**, 73-80.
- Lorieux M. et al., 1995b. Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 2. F₂ populations. *Theor. Appl. Genet.*, **90**, 81-89.
- Lu H., Romero-Severson J. & Bernardo R., 2002. Chromosomal regions associated with segregation distortion in maize. *Theor. Appl. Genet.*, **105**, 622-628.
- Luro F. et al., 1995. Cartographie du génome des agrumes à l'aide des marqueurs moléculaires et distorsions de ségrégation. In : *Actes du Colloque Techniques et utilisation des marqueurs moléculaires*, 29-31 mars 1994, Montpellier, France. Les Colloques, n° 72. Paris : INRA.
- Lyttle T.W., 1991. Segregation distorters. *Annu. Rev. Genet.*, **25**, 511-557.
- Mangelsdorf P.C. & Jones D.F., 1926. The expression of mendelian factors in the gametophyte of maize. *Genetics*, **11**, 423-455.
- Marais G.F. & Pretorius Z.A., 1996. Gametocidal effects and resistance to wheat leaf rust and stem rust in derivatives of a *Triticum turgidum* ssp. *durum*/*Aegilops speltoides* hybrid. *Euphytica*, **88**, 117-124.
- Marais G.F. et al., 2010. Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to common wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides*. *Euphytica*, **171**, 71-85.
- Mitchell-Olds T., 1995. Interval mapping of viability loci causing heterosis in *Arabidopsis*. *Genetics*, **140**, 1105-1109.
- Nakagahra M., 1972. Genetic mechanism on the distorter segregation of marker genes belonging to the eleventh linkage group in cultivated rice. *Jpn. J. Breed.*, **22**(4), 232-238.
- Paterson A. et al., 1988. Resolution of quantitative traits into mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, **335**, 721-726.
- Pereira M.G. et al., 1994. Construction of an RFLP map in sorghum and comparative mapping in maize. *Genome*, **37**, 236-243.
- Rick C.M., 1966. Abortion of male and female gametes in the tomato determined by allelic interaction. *Genetics*, **53**, 85-96.
- Rick C. & Smith M.P.G., 1953. Novel variation in tomato species hybrids. *Am. Nat.*, **87**, 359-373.
- Robert J.M., 1983. *Généétique*. Paris : Flammarion.
- Rong J.K. et al., 2004. A 3347-locus genetic recombination map of sequence-tagged sites reveals features of genome organization, transmission and evolution of cotton (*Gossypium*). *Genetics*, **166**, 389-417.

- Rooney W.L. & Stelly D.M., 1991. Preferential transmission and somatic elimination of a *Gossypium sturtianum* chromosome in *G. hirsutum*. *J. Heredity*, **82**, 151-155.
- Sano Y., 2005. Genetic architecture and complexity in wild and cultivated rice. In: *Rice is life: scientific perspectives for the 21st century. Proceedings of the World Rice Research Conference, 4-7 November 2004, Tokyo and Tsukuba, Japan*. Los Banos, Philippines: International Rice Research Notes (IRRN) ; Tsukuba, Japan: Japan International Research Center for Agricultural Sciences, 49-52.
- Sheidai M., Arman M. & Zehzad B., 2002. Chromosome pairing and B-chromosomes in some *Aegilops* species and populations of Iran. *Caryologia*, **55**(3), 261-271.
- Slocum M.K. et al., 1990. Linkage arrangement of restriction fragment length polymorphism loci in *Brassica oleracea*. *Theor. Appl. Genet.*, **8**, 57-64.
- Song X. et al., 2005. A comparison of genetic maps constructed from haploid and BC1 mapping populations from the same crossing between *Gossypium hirsutum* L. and *Gossypium barbadense* L. *Genome*, **48**, 378-390.
- Song X., Sun X. & Zhang T., 2006. Segregation distortion and its effect on genetic mapping in plants. *Chin. J. Agric. Biotechnol.*, **3**, 163-169.
- Taylor D.R. & Ingvarsson P.K., 2003. Common features of segregation distortion in plants and animals. *Genetica*, **117**, 27-35.
- Vancetovic J., 2008. An impact of environment on segregation ratio of qualitative traits in maize. *Genetika*, **40**, 145-156.
- Wagner H., Weber W.E. & Wricke G., 1992. Estimating linkage relationship of isozyme markers and morphological markers in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) including families with distorted segregations. *Plant Breed.*, **108**, 89-96.
- Wang Y.J. et al., 2004. Method of evaluation and adjustment of recombinant inbred line population and its application to the soybean RIL population NJRIKY. *Acta Agron. Sinica*, **30**(5), 413-418.
- Wricke G. & Wehling P., 1985. Linkage between an incompatibility locus and a peroxidase locus (Prx 7) in rye. *Theor. Appl. Genet.*, **71**, 289-291.
- Xu Y. et al., 1997. Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F₂, backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Gen. Genet.*, **253**, 535-545.
- Yu J. et al., 2007. High-density linkage map of cultivated allotetraploid cotton based on SSR, TRAP, SRAP and AFLP markers. *J. Integr. Plant Biol.*, **49**(5), 716-724.

(57 réf.)