



HAL
open science

Effet du contexte génétique sur le taux de recombinaison chez le maïs

Maurice Pollacsek

► **To cite this version:**

Maurice Pollacsek. Effet du contexte génétique sur le taux de recombinaison chez le maïs. *Agronomie*, 1982, 2 (7), pp.617-620. hal-02718065

HAL Id: hal-02718065

<https://hal.inrae.fr/hal-02718065>

Submitted on 1 Jun 2020

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.

Effet du contexte génétique sur le taux de recombinaison chez le maïs

Maurice POLLACSEK

I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes, F 63039 Clermont-Ferrand Cedex.

RÉSUMÉ

*Chiasma,
Taux de recombinaison,
Contexte génétique,
Maïs,*

Le taux de recombinaison du couple d'allèles liés sur le chromosome 4, *fl 2-su 1*, avec le couple d'allèles normaux a été étudié à un niveau d'hétérozygotie limitée à cette région, dans le contexte génétique homozygote de lignées et dans le contexte génétique hétérozygote généralisé chez des hybrides de maïs. La supériorité faible mais significative de 1,8 p. 100 chez les hybrides est attribuée à la proximité du centromère. L'hypothèse d'une supériorité accrue dans les zones distales des chromosomes est formulée. Les résultats sont discutés avec les observations connues et les conséquences envisagées en sélection.

SUMMARY

*Chiasma,
Recombination value,
Genetic background,
Maize*

Effect of genetic background on recombination in maize

In maize, the recombination frequency between the pair of linked markers, *fl 2-su 1*, on chromosome 4 and the normal alleles pair was studied either with limited heterozygosity in this region, against a background of homozygosity in inbred lines or against a background of generalized heterozygosity in hybrids. The weak but significant increase of 1,8 p. 100 in the hybrid is attributed to closeness to the centromere. The hypothesis is postulated of a stronger effect in the distal regions of the chromosomes. The results are discussed in relation to other data and to the consequences for breeding.

I. INTRODUCTION

Chez le maïs, de nombreuses études ont porté sur les variations de taux de recombinaison. Les chromosomes B surnuméraires déterminent un léger accroissement du crossing over pour les chromosomes 3 et 9 (HANSON 1961, 1962, 1969). Un effet de dosage est mis en évidence par NEL (1973). Le lien avec des phénomènes de transposition est établi par WARD (1973). Des segments chromosomiques A surnuméraires influencent aussi le crossing-over, tel celui du chromosome anormal 10 (RHOADES & DEMPSEY, 1966). Les différences de taux de crossing over durant la microsporogénèse ou la macrosporogénèse ont donné lieu à de nombreuses études (EMERSON & HUTCHINSON, 1921 ; STADLER, 1926 ; COLLINS & KEMPTON, 1927) dont il ressort principalement que les augmentations significatives portent sur le sexe mâle.

BIANCHI *et al.* (1969), étudiant la liaison entre le gène « waxy » et le facteur gamétophytique *Ga 8-1*, remarquent que le taux de recombinaison augmente avec les années, ce qu'ils attribuent à l'accroissement de l'inbreeding plutôt qu'à des effets du milieu.

Dans un cadre général, l'explication de la mise en place et du maintien de séries alléliques (linkats) ayant une bonne valeur adaptative globale, par des mécanismes freinant la recombinaison interne a été formulée par DEMARLY (1968,

1972). La relation du taux de recombinaison avec un état plus ou moins hétérozygote n'est pas considérée.

En se rapportant à la synthèse de PANDEY (1972) sur la régulation génétique de la recombinaison qui distingue un contrôle général augmenté par les gènes dominants, un contrôle fin augmenté par les gènes récessifs, on pourrait s'attendre à un taux de recombinaison moindre chez les hybrides. L'augmentation du taux de chiasmas a été, par l'accroissement de l'inbreeding, démontrée chez le seigle par REES & THOMPSON (1956). DAYAL (1977) obtient des résultats inverses chez le radis.

Chez le millet, MANGA & PANTULU (1974), SRIVASTAVA & BALAYAN (1977) montrent un accroissement des chiasmas dans les populations hybrides par rapport aux lignées parentales. Chez le haricot commun, fortement autogame, SRIVASTAVA (1980) montre un accroissement de chiasmas par rapport aux lignées.

POISSON (1967, 1970), chez le cotonnier, a montré que le taux de recombinaison était plus élevé dans le milieu homozygote de *Gossypium hirsutum* que chez l'hybride *G. hirsutum* × *G. anomalum*, avec la mise en évidence d'un effet de compensation entre régions.

Au sein de l'espèce maïs, l'étude a été conduite pour comparer la recombinaison effective au niveau d'une région chromosomique placée dans un contexte génétique homozygote ou dans un contexte très hétérozygote.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux caractères de grain, qui permettent l'étude rapide de disjonctions sur la plante double hétérozygote testée, ont été choisis.

Les allèles normaux et mutés des gènes « sugary 1 » (*su 1*) et « floury 2 » (*fl 2*) de la région proche du centromère (chromosome 4) ont été mis en jeu. L'allèle récessif « sugary 1 » donne au grain mûr un aspect ridé qui se distingue du phénotype normal, dû à l'allèle dominant. L'allèle « floury 2 » (*fl 2*) donne au grain une texture farineuse et manifeste un effet de dosage génique. Le phénotype dû à *su 1* masque en fait la texture vitreuse normale ou farineuse, de sorte que seulement 3 catégories de grains sont distinguées : normaux, *su 1*, *fl 2*.

Pour les lignées d'origine très différente, « INRA F 7 » européenne à grain corné, « W 401 », lignée dentée nord américaine de l'Université du Wisconsin, la combinaison *fl 2-su 1* a été réalisée avec les versions *fl 2* et *su 1* issues d'un 6^e back-cross (Les opérations de conversion ont été faites avec sélection des plantes ressemblant au maximum au type de la lignée récurrente, ce qui permet de supposer une hétérozygotie résiduelle bien inférieure à celle statistiquement prévue de 0,78 p. 100). Pour chaque lignée, le croisement de la version normale avec sa version *fl 2-su 1*, a placé la combinaison double hétérozygote en couplage dans le contexte génétique homozygote de la lignée. Le croisement de la version *fl 2-su 1* de la lignée « F 7 » ou « W 401 » avec une autre lignée normale a placé la combinaison *fl 2-su 1/+ +* dans le contexte génétique fortement hétérozygote qui caractérise les hybrides. Les lignées « F 215 » (d'origine européenne) et « W 117 » (d'origine nord améri-

caine) ont été mises en jeu pour introduire des effets d'apparement afin d'étudier la liaison éventuelle du taux de recombinaison avec le niveau d'hétérosis.

Le test cross a été réalisé en prenant les plantes double-hétérozygotes *fl 2-su 1/+ +* comme parent femelle. Le parent mâle utilisé était la version *su 1* normale en texture vitreuse de la lignée « F 7 ». L'allèle normal de la texture vitreuse en simple dose génique dans l'albumen ne masque pas le génotype des gamètes femelles, directement déterminé (tabl. 1). Le pourcentage de grains « floury 2 » correspond à la moitié des recombinaisons.

Les plantes testées ont été cultivées en 1981 en conditions de champ sur un sol typique de Limagne, à la densité de 65 000 plantes par ha, sans irrigation. Après une végétation normale, la floraison non perturbée par des coups de chaleur a été très groupée pour les différentes variantes, ce qui laisse supposer des conditions de méiose normale.

Pour chaque lignée ou hybride, les disjonctions de 20 épis ont été dénombrées. Après vérification de l'homogénéité des distributions, les fréquences observées ont été regroupées (tableau 2). Les pourcentages de grains « floury 2 » ont été comparés 2 par 2, les distributions étant considérées comme de grands échantillons.

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Le tableau 2 montre que le taux de recombinaison dans la région *fl 2-su 1* proche du centromère est significativement plus faible chez les lignées que chez les hybrides F₁, en moyenne de 1,8 p. 100 au seuil de probabilité 5 p. 100. Le taux est similaire chez les deux seules lignées et similaires chez les hybrides.

TABLEAU 1

Matrice donnant les structures génotypiques et phénotypiques du test-cross.
Matrix giving the genotypic and phenotypic structures of the test-cross.

	♀				♂				+ su 1			
Gamètes parentaux	<i>fl 2</i>	<i>fl 2</i>	<i>su 1</i>	<i>su 1</i>	<i>fl 2</i>	<i>fl 2</i>	+	<i>su 1</i>	<i>su 1</i>	<i>su 1</i>	<i>su 1</i>	(sucré) (normal)
Gamètes recombinés	<i>fl 2</i>	<i>fl 2</i>	+	+	<i>fl 2</i>	<i>fl 2</i>	+	+	+	+	+	(farineux) (sucré)

TABLEAU 2

Résultats du test-cross.
Test-cross results.

	Contexte génétique du double hétérozygote $\frac{+ +}{fl 2-su 1}$						
	F 7	Lignées W 401	F 7 × W 401	F 7 × F 215	Hybrides F1 W 401 × F 215	W 401 × W 117	
Grains normaux	2 145	2 351	2 716	2 643	2 806	2 750	
Grains sucrés	2 288	2 498	2 951	2 8576	3 095	3 012	
Grains farineux	117	133	221	202	217	198	
% recombinaison	5,2	5,4	7,4	7,0	7,2	6,6	
(1)	a	a	b	b	b	b	
(2)	c	c	ed	ed	ed	ec	

Les différences entre lettres sont considérées au seuil de probabilité 0,05 (1) ou au seuil 0,01 % (2).

Les plus fortes valeurs des hybrides sont inférieures à la distance donnée dans la littérature 8 p. 100 (NEUFFER *et al.*, 1968), mais celle-ci tient compte des doubles crossing over détectés par le gène *sp*. non utilisé dans la présente étude. Bien que les hybrides aient fleuri quelques jours avant les lignées, ce qui suppose une méiose également décalée dans le temps, la similitude des températures reçues — dont on sait qu'elles pourraient agir sur le crossing over — permet d'imputer aux seuls effets génétiques les différences obtenues.

La supériorité des hybrides ne peut pas être imputée à un effet cytoplasmique, les lignées « F 7 » *fl 2-su 1* et « W 401 » *fl 2-su 1* ayant servi de parent femelle dans les croisements.

Les résultats sont en désaccord apparent avec ceux de BIANCHI *et al.* (1969), la recombinaison s'accroissant avec les générations d'autofécondation. Il se peut que dans ce processus on augmente indirectement ainsi les fréquences géniques des gènes augmentant la recombinaison en gardant les épis qui présentent le matériel en disjonction recherché.

Les résultats paraîtraient en désaccord avec ceux de POISSON. En se rapportant aux données de BEASLEY (1942) qui définit les génomes dans le cas des confrontations d'un chromosome de *Gossypium hirsutum*, espèce américaine de génome 2 (AD) 1 à 26 chromosomes, avec une espèce africaine à 13 chromosomes de génome 2 (B₁), on peut invoquer que la moindre recombinaison chez les hybrides est un problème d'homéologie mettant en jeu la structure des chromosomes.

Par ailleurs, chez le cotonnier, espèce assez fortement autogame, la sélection naturelle a pu fixer des gènes qui favorisent la recombinaison à un certain niveau d'homozygotie liée à son régime initial de reproduction.

La supériorité de l'hybride « F 7 » × « W 401 » sur les 2 lignées parentales montre un hétérosis pour le taux de recombinaison dans la région considérée.

Les valeurs du taux de recombinaison dans le contexte génétique des lignées « F 215 », « W 117 » ne sont pas connues, mais la similitude du taux de recombinaison de « F 7 » × « F 215 », hybride manifestant moins d'hétérosis en plante que « F 7 » × « W 401 » montre qu'au niveau hybride la distance génétique plus ou moins grande n'a pas d'effet. Au niveau de probabilité 1 p. 100, l'hybride « W 401 » × « W 117 », fait de 2 lignées apparentées, n'est plus différencié de la lignée « W 401 ». Dans ce cas, l'effet d'une distance génétique apparaît.

Chez les hybrides, l'hétérozygotie affecte non seulement la région chromosomique étudiée mais l'ensemble du génome. Dans le contexte génétique des lignées, bien que l'on puisse supposer que la conservation des allèles *fl 2* et *su 1* ait maintenu une hétérozygotie résiduelle au niveau de cette région, l'homozygotie dans le reste du génome conduit alors à un taux de recombinaison moindre.

L'absence de sélection préalable pour un taux de recombinaison sur une partie du génome exclut un phénomène de compensation tel que celui décrit par POISSON. Par ailleurs, la réalisation de la combinaison *fl 2-su 1* a été opérée après le processus de back-cross pour chaque gène (dans un back-cross simultané des 2 gènes une sélection indirecte aurait pu s'opérer pour des gènes favorables au maintien du couplage et introduire une déviation). Les taux de recombinaison observés peuvent être considérés comme « naturels ».

Dans l'expérience décrite, le taux de crossing over se rapporte à celui mesuré sur le sexe femelle. Il n'est pas assuré que les mêmes résultats auraient été obtenus en

mettant en jeu le test-cross sur le sexe mâle (parent femelle *su 1*). L'augmentation du taux de recombinaison qui porte en général sur le sexe mâle aurait pu les amplifier. RHOADES (1941) a montré que les régions proches du centromère (cas de *fl 2-su 1*) étaient précisément les plus affectées.

Chez les hybrides, l'accroissement faible mais significatif du taux de crossing over a concerné une région proche du centromère où ils sont moins fréquents que dans les régions terminales. Le problème de la généralisation à l'ensemble du génome se pose.

Les travaux de RHOADES (1968) et de NEL (1973) sur l'action des éléments surnuméraires montrent que les régions proximales du centromère sont plus affectées que les régions distales. SWANSON (1957) rapporte également que l'augmentation de crossing over par l'action des facteurs du milieu (température, etc...) l'âge, l'irradiation est plus marquée vers le centromère. Des effets compensatoires, tels que ceux mis en évidence par POISSON (1967-1970) et par RHOADES (1968), pourraient survenir pour diminuer les crossing over dans les régions distales.

L'action des éléments surnuméraires, en particulier, semble devoir relever du contrôle fin jouant spécifiquement selon PANDEY (1972) sur un segment chromosomique. L'influence du contexte génétique dans la présente étude peut par nature relever du contrôle global formulé par le même auteur. Donc, l'accroissement modéré constaté dans une région où les crossing over sont moins fréquents devrait être plus élevé dans les régions terminales où ils se produisent plus souvent.

Dans le cas présent, les lignées « F 7 » et « W 401 » ont le même taux de recombinaison, l'hybride « F 7 » × « W 401 » est supérieur aux 2 lignées. En l'absence d'étude de l'hérédité, on ne peut que formuler des hypothèses sur le déterminisme de cet hétérosis. Des gènes dominants complémentaires apportés par les 2 lignées peuvent être envisagés. L'implication de tels gènes serait un cas en désaccord avec la théorie de PANDEY qui formule l'intervention de gènes dominants pour restreindre la recombinaison dans le contrôle général. Une superdominance liée à la structure hétérozygote n'est pas exclue.

La généralité des résultats reste à prouver par la mise en jeu d'autres marqueurs en couplage ou en répulsion, répartis dans d'autres régions et sur d'autres chromosomes. Avec la mise en jeu de structures de niveaux variés d'hétérozygotie, il serait alors possible de séparer les différents effets (effet de structure, effet de position, effet nature des gènes...).

Le niveau d'hétérozygotie optimum est à déterminer pour obtenir le maximum de recombinaisons efficaces se produisant dans les parties hétérozygotes, hétérologues. Si l'on se réfère à l'hétérosis, MOLL *et al.* (1965) ont montré qu'une diversité génétique extrême n'apportait pas le maximum.

En fonction d'une confirmation chez le maïs de l'augmentation des recombinaisons au niveau hybride pour l'ensemble du génome, les conséquences en sélection doivent être envisagées.

Dans un schéma de sélection récurrente, ceci serait une justification supplémentaire au maintien d'une grande diversité génétique dans le pool en sélection pour avoir le maximum de recombinaisons :

— le nombre des unités candidates à la formation du matériel pour le cycle suivant doit être suffisant pour limiter la parenté,

— la génération des plantes testées peut être plus ou moins avancée par nécessité ou en raison de l'efficacité du test, mais la génération des plantes intercroisées doit être la

moins consanguine possible. L'intercroisement de S_1 serait préférable à celui de S_2 testées, dans une sélection incluant la valeur en autofécondation. Dans la sélection réciproque récurrente, l'état actuel de la technique permet au mieux de recombiner des plantes S_1 , même si ce sont les plantes S_0 qui ont été testées. La conservation du pollen permettrait

d'intercroiser les plantes S_0 retenues en bénéficiant au maximum de recombinaisons à leur méiose mâle, avec les S_1 prises pour parents femelles.

Reçu le 28 novembre 1981.
Accepté le 22 mars 1982.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beasley J. O.**, 1942. Meiotic chromosome behaviour in species hybrids, haploids and induced polyploids of *Gossypium*. *Genetics*, **27**, 25-54.
- Bianchi A., Parlavecchio M. R., Restaino F.**, 1969. Behaviour and linkage relationship of gametophyte factors in chromosome 9 of maize. *Genet. agrar.*, **22**, 345-347.
- Collins G. N., Kempton J. H.**, 1927. Variability in the linkage of the two seed characters in maize. *USDA, Bull.* 1468, 64 p.
- Dayal M.**, 1977. Cytogenetical studies in the inbred lines of radish (*Raphanus sativa* L. var. «*radicola* Pers») and their hybrids. II. Genetic regulation of chiasma frequency. *Cytologia*, **42**, 272-273.
- Demarly Y.**, 1968. La sélection des variétés synthétiques. *Proc. 5th EUCARPIA Congress*, Milan, 269-295.
- Demarly Y.**, 1972. Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Amélior. Plant.*, **22** (2), 187-200.
- Emerson S., Hutchinson C. B.**, 1921. The relative frequency of crossing-over in microspore and in megaspore development in maize. *Genetics*, **6**, 417-432.
- Hanson G. P.**, 1961. Alteration of recombination frequencies in A by B chromosomes. *Maize Genet. Coop. Newsletter*, **35**, 61-62.
- Hanson G. P.**, 1962. Crossing over in chromosome 3 as influenced by B chromosome. *Maize Genet. Coop. Newsletter*, **36**, 34-35.
- Hanson G. P.**, 1969. B Chromosome-stimulated crossing over in maize. *Genetics*, **63**, 601-609.
- Manga V., Pantulu J. V.**, 1974. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes of pearl millet. *Proc. Ind. Acad. Sci. Sect. B*, **80**, 105-120.
- Moll R. H., Lonnquist J. H., Velez-Fortuno J., Johnson E. C.**, 1965. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, **52**, 139-144.
- Nel P. M.**, 1973. The modification of crossing over in maize by extraneous chromosomal elements. *Theor., appl. Genet.*, **43**, 196-202.
- Neuffer M. G., Jones L., Zuber M. S.**, 1968. *The mutants of maize*. Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Pandey K. K.**, 1972. Original genetic variance: regulation of genetic recombination in higher organisms — a theory. *Theor. appl. Genet.*, **42**, 250-261.
- Poisson C.**, 1967. Sur les possibilités de transfert du matériel génétique du cotonnier sauvage *Gossypium anomalum* à l'espèce cultivée *G. hirsutum*. *Coton Fibres trop.*, **22**, 431-433.
- Poisson C.**, 1970. Contribution à l'étude de l'hybridation interspécifique dans le genre *Gossypium*: transfert de matériel génétique de l'espèce sauvage diploïde *Gossypium anomalum* à l'espèce cultivée tétraploïde *G. hirsutum*. Thèse Doct. ès Sci., Orsay n° 607, Paris.
- Rees H., Thomson J. B.**, 1956. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. *Heredity*, **3**, 409-424.
- Rhoades M. M.**, 1941. Different rates of crossing over in male and female gametes of maize. *J. am. Soc. Agron.*, **33**, 603-615.
- Rhoades M. M., Dempsey E.**, 1966. The effect of abnormal chromosome 10 on preferential segregation and crossing over in maize. *Genetics*, **53**, 989-1020.
- Rhoades M. M.**, 1968. Studies on the cytological basis of crossing over. In: *Replication and recombination of genetic material*. Ed. by W. J. Peacock and R. D. Brock pp. 229-241, Canberra: Aust. Acad. Sci.
- Srivastava H. K., Balyan H. S.**, 1977. Increased chiasma frequency in some hybrids of pearl millet. *J. Hered.*, **68**, 338-340.
- Srivastava H. K.**, 1980. Heterosis for chiasma frequency and quantitative traits in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theor. appl. Genet.*, **56**, 25-29.
- Stadler L. J.**, 1926. Variability of crossing over in maize. *Genetics*, **11**, 1-37.
- Swanson C. P.**, 1957. *Cytology and cytogenetics*, Chapter 8. London: Mac Millan and Co, 1957.
- Ward E. J.**, 1973. The heterochromatic B chromosome of maize: the segments affecting recombination. *Chromosoma*, **43**, 177-186.