

Identification de chromosomes d'*Agropyron intermedium* impliqués dans la synthèse des gliadines, des β -amylases et des peroxydases à l'aide de lignées d'addition Blé \times *Agropyron*

Yvonne CAUDERON, J. C. AUTRAN*, Ph. JOUDRIER** et K. KOBREHEL*

avec la collaboration technique de Solange BRESSOLLES, Ginette GOBIN**
et de Marguerite MICHEL*

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, INRA,
78000 Versailles

* Laboratoire de Technologie des Blés durs et du Riz, I.N.R.A.,
9, place Viala, 34060 Montpellier

** Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I.N.R.A.,
16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Résumé

La comparaison entre :

— les diagrammes électrophorétiques des gliadines, des β -amylases, et des peroxydases d'un amphiploïde partiel « TAF 46 » ($2n = 56$, génomes A, B, D, X) dérivé du croisement (« Vilmorin 27 » \times *Agropyron intermedium*) et des six lignées d'addition disomique ($2n = 44, 21$ " Blé + 1 " X) extraites à partir de cet amphiploïde et :

— les diagrammes correspondants du Blé tendre « Vilmorin 27 », a permis d'identifier les chromosomes responsables de la synthèse de ces constituants.

La présence du génome X d'*A. intermedium* dans le contexte génétique de « Vilmorin 27 » se traduit au niveau des gliadines et des β -amylases par l'apparition de composants supplémentaires (également présents chez l'*Agropyron intermedium* originel). Dans ces deux cas, la déviation se retrouve dans l'une des lignées d'addition : L_3 pour les gliadines (fig. 2) et L_4 pour les β -amylases (fig. 3), ce qui suggère un rattachement des paires de chromosomes ainsi identifiées aux groupes d'homéologie 1 ou 6 pour la paire de L_3 , et 4 pour la paire de L_4 .

Au niveau des peroxydases, le déterminisme apparaît plus complexe. Si la lignée L_1 , par ailleurs résistante à la Rouille noire, peut-être identifiée à l'aide d'un composant peroxydasique spécifique (au même titre que l'*Agropyron intermedium* originel), « TAF 46 » s'avère identique à « Vilmorin 27 » (fig. 4). Ce comportement peut s'expliquer par la présence de systèmes modificateurs sur d'autres chromosomes du génome X. Le résultat observé ne permet ni de confirmer l'homéologie de la paire de chromosomes portée par L_1 avec le groupe 7 du Blé, ni de prétendre à l'existence d'une unité fonctionnelle peroxydase/résistance à la Rouille noire.

Introduction

L'analyse électrophorétique de certains types de protéines ou d'enzymes présentes chez les aneuploïdes peut apporter de nouveaux critères de marquage des chromosomes ou des génomes et aider aux études d'homéologie ainsi qu'à la conduite des programmes de sélection par introgression (BERNARD, AUTRAN et JOUDRIER, 1977).

Cependant, alors que depuis une dizaine d'années les biochimistes ont largement étudié les nombreux aneuploïdes disponibles chez le Blé tendre et chez les hybrides (Blé \times Seigle) et permis ainsi l'identification, à l'aide de marqueurs biochimiques, de la plupart des chromosomes du Blé tendre et du Seigle (Mac INTOSH 1973, 1977; KONZAK, 1977), à notre connaissance, aucune étude systématique n'a été entreprise à partir de dérivés (Blé \times *Agropyron*). De tels marqueurs n'ont été utilisés que pour confirmer et préciser la nature d'une homéologie établie, sur des bases cytogénétiques, pour deux chromosomes d'*Agropyron elongatum* ($2n = 70$), 3Ag et 7Ag, qui conditionnent des résistances à la Rouille brune du Blé (HART, McMILLIN et SEARS, 1975; RODRIGUEZ-LAPERENA *et al.*, 1975).

La présente publication rend compte des résultats d'une série d'expériences au cours desquelles nous avons tenté de mettre en œuvre de telles méthodes pour préciser le déterminisme génétique de la synthèse des gliadines, des β -amylases et des peroxydases présentes chez « TAF 46 », un amphiploïde partiel issu du croisement entre *Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare* M. K. cv « Vilmorin 27 », $2n = 42$ et *Agropyron intermedium* (Host) P. B., $2n = 42$ (CAUDERON, 1966). On sait que « TAF 46 » est octoploïde, $2n = 56$, et qu'il a conservé le complément chromosomique intact du Blé « Vilmorin 27 » ($21''$ génomes A, B, D) ainsi que son cytoplasme avec, en addition, un génome mixte ($7''$, génome X) issu d'*A. intermedium* et qui ne représente que le tiers du stock chromosomique de la souche utilisée au départ. Ce génome a été « sélectionné » à la fois pour sa tolérance à l'homozygotie, son équilibre avec les génomes du Blé et pour les résistances aux Rouilles qu'il contrôle. « TAF 46 » constitue en fait un géniteur de résistance aux Rouilles plus facile à maintenir et à utiliser en sélection que l'*Agropyron* dont il provient (CAUDERON, 1966).

Nous nous proposons donc d'évaluer l'effet du génome X sur les diagrammes électrophorétiques des gliadines, β -amylases et peroxydases de « Vilmorin 27 » et, le cas échéant, par une étude de lignées d'addition disomique obtenues à partir de « TAF 46 », de localiser les gènes responsables de la synthèse de ces constituants sur les chromosomes de l'*Agropyron* ici présents.

En faisant appel à ces méthodes analytiques simples, nous pensions en outre, être en mesure d'obtenir des informations susceptibles de nous aider à déterminer le groupe d'homéologie de chacune des paires de chromosomes d'*Agropyron* mises en cause et de trouver des marqueurs biochimiques susceptibles de nous aider dans la conduite de nos programmes de transferts de résistance aux Rouilles (CAUDERON et RYAN, 1974; RYAN, 1975; CHUECA et CAUDERON, 1977).

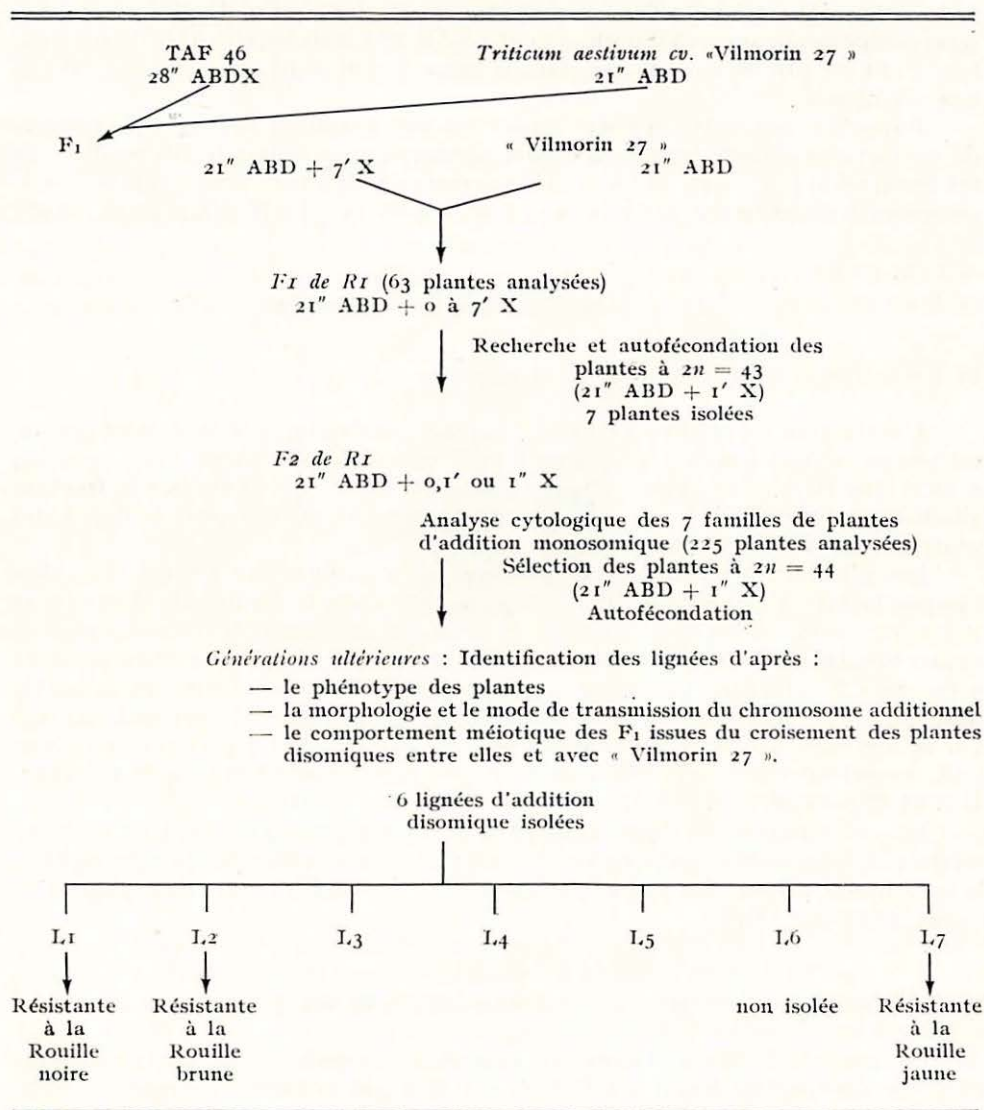
Matériel et méthodes

I. — Matériel

« TAF 46 », « Vilmorin 27 » ainsi que les six lignées d'addition disomique qui en sont issues ont fait l'objet de cette étude. Le schéma d'obtention du matériel soumis à l'analyse est présenté dans le tableau 1.

TABLEAU I

Origine des lignées d'addition disomique isolées à partir de « TAF 46 »



Toutes les lignées possèdent donc le stock diploïde complet du Blé « Vilmorin 27 » et son cytoplasme, avec, en addition, chacune une paire de chromosomes différente. Elles se distinguent aisément l'une de l'autre par un ensemble de caractères (morphologie des plantes, morphologie et mode de transmission du chromosome d'*Agropyron*). Les paires additionnelles présentes chez L₁, L₂ et L₇ contrôlent respectivement les résistances aux Rouilles noire, brune et jaune du Blé (CAUDERON, SAIGNE et DAUGE, 1973).

Tout ce matériel est issu d'une seule plante F_1 , donc d'un même [gamète mâle du parent *Agropyron*.

La souche d'*Agropyron intermedium* n° 76 utilisée dans le croisement initial a, en outre, été introduite dans les expériences (graines issues d'autofécondation) pour comparaison avec « Vilmorin 27 » et « TAF 46 » mais les résultats de son analyse n'ont été pris en compte que dans le cadre de l'objectif que nous nous étions fixé au départ.

Rappelons que cette dernière espèce est une graminée sauvage qui possède de nombreuses caractéristiques d'intérêt agronomique. Comme le Blé tendre, elle est hexaploïde ($2n = 42$, $21''$ à la méiose) mais de structure plus complexe : elle comporte trois génomes partiellement homologues E_1 , E_2 , N (CAUDERON, 1958).

2. — Méthodes d'analyse biochimique

a) Extraction et fractionnement des gliadines

L'extraction est réalisée à partir d'un grain. Ce dernier, préalablement écrasé, est mis en contact pendant 16 heures à 20 °C avec 150 microlitres d'une solution à 25 p. 100 (V/V) de chloro-2-éthanol dans l'eau afin d'en solubiliser la fraction gliadine. La suspension ainsi obtenue est directement utilisée pour le dépôt des protéines en électrophorèse.

Les gliadines sont alors fractionnées par électrophorèse en gel d'amidon tampon lactate d'aluminium (Ph. 3,2) préparé selon la technique de AUTRAN et BOURDET (1975). Elles sont déposées dans le gel par insertion de rectangles de papier Whatmann imbibés de la solution d'extraction. La migration a lieu pendant 5 heures à 8 volts/cm. Le gel est ensuite découpé dans son épaisseur, la partie inférieure seule étant utilisée pour la révélation des bandes. Celles-ci sont colorées par la nigrosine à 0,05 p. 100 dans l'acide trichloracétique 2 p. 100 durant une nuit. Le gel est rincé dans l'éthanol 40 p. 100 pour éliminer l'excès de colorant. Il peut être conservé indéfiniment dans cette même solution.

Les constituants du diagramme peuvent être repérés grâce à leur mobilité relative. L'échelle des mobilités va de 0 (dépôt) à 100 (α -gliadine la plus rapide), le constituant majeur des γ -gliadines (mobilité : 65) du Blé tendre servant de marqueur (AUTRAN, 1975).

b) Extraction, fractionnement et révélation spécifique des β -amylases

Les β -amylases libres et liées sont extraites d'un grain écrasé par 100 microlitres de 2-mercaptoéthanol 0,2 M-NaCl 0,5 M à pH 7 durant 16 heures à 20 °C (JOURDIER et BOURDET, 1972) la suspension ainsi obtenue sert directement pour l'analyse électrophorétique.

Celle-ci est réalisée en gel de polyacrylamide (concentration 7,5 p. 100; migration durant 5 heures à 8 volts/cm; tampon lactate d'aluminium, pH 3,2) (JOURDIER, 1974).

Après migration, les β -amylases sont révélées spécifiquement : la moitié inférieure du gel coupé longitudinalement est immergée durant 30 mn dans une solution d'amidon à 1 p. 100, pH 4,5 maintenue à 40 °C; après trois lavages à l'eau, le gel est mis en contact sur une solution iodo-iodurée (2,6 g d'iode et 6 g d'iodure

de potassium par litre d'eau); les bandes possédant une activité β -amylasique apparaissent en clair sur fond bleu-noir. Le gel est conservé dans une solution d'acide trichloracétique-éthanol-eau, puis photographié.

Les constituants du zymogramme β -amylase sont répartis en trois groupes : C_1 , C_2 et C_3 , dont la présence ou l'absence permet de définir six types de zymogrammes (AURIAU *et al.*, 1976, JOUDRIER et BERNARD, 1977).

c) Extraction, fractionnement et révélation spécifique des peroxydases

Le grain est coupé en deux; la partie ne contenant pas le germe est écrasée, puis mise en suspension dans 200 microlitres d'acétate de sodium 0,1 M. Après 16 heures, la suspension est utilisée, sans centrifugation, pour l'analyse électrophorétique. Cette dernière est réalisée en gel de polyacrylamide (concentration

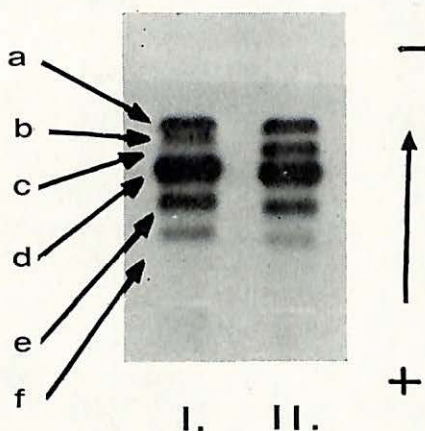


FIG. 1. — Diagrammes électrophorétiques des peroxydases (gel de polyacrylamide, tampon Tris-HCl, pH 8,6) des deux groupes de Blé tendre (KOBREHEL et FEILLET, 1975).

7 p. 100, migration durant 4 heures à 7 volts/cm; tampon TRIS-HCl, pH 8,6) (KOBREHEL et FEILLET, 1975). 60 microlitres de l'extrait sont déposés.

La révélation des peroxydases a lieu selon la méthode de KOBREHEL et FEILLET (1975). Le gel est coupé en deux dans son épaisseur; la partie inférieure est immergée dans un bain de lactate d'aluminium à 5 p. 100 pendant 10 mn, puis rincée à l'eau. Elle est ensuite maintenue une heure à 30 °C dans une solution tamponnée de catéchol (2,5 g de catéchol; 1,96 g de Tris; 0,15 d'acide borique; 0,19 g d'E.D.T.A.; 1,5 g de chlorure de calcium; 1 000 ml d'eau), puis placée dans une solution d'eau oxygénée 0,02 M pendant 10 mn. Les gels ainsi préparés peuvent être conservés à 4 °C dans une solution d'acide acétique à 3 p. 100.

Des travaux antérieurs ont permis de montrer l'existence de six isozymes classées de a à f par ordre de mobilité décroissante, amenant à définir, au sein des Blés tendres, deux types (I et II) de zymogrammes (KOBREHEL et FEILLET, 1975) (fig. 1).

Résultats et discussion

1. — Étude des électrophorégrammes gliadines

La figure 2 montre que l'amphiploïde « TAF 46 » se différencie essentiellement du Blé « Vilmorin 27 » par la présence de trois bandes supplémentaires de mobilités respectives 31, 37 et 85, ainsi que par l'affaiblissement de la bande 22. De toute évidence, ces trois bandes proviennent du diagramme de l'*Agropyron intermedium* chez lequel elles apparaissent aussi très nettement. D'autre part, parmi les six

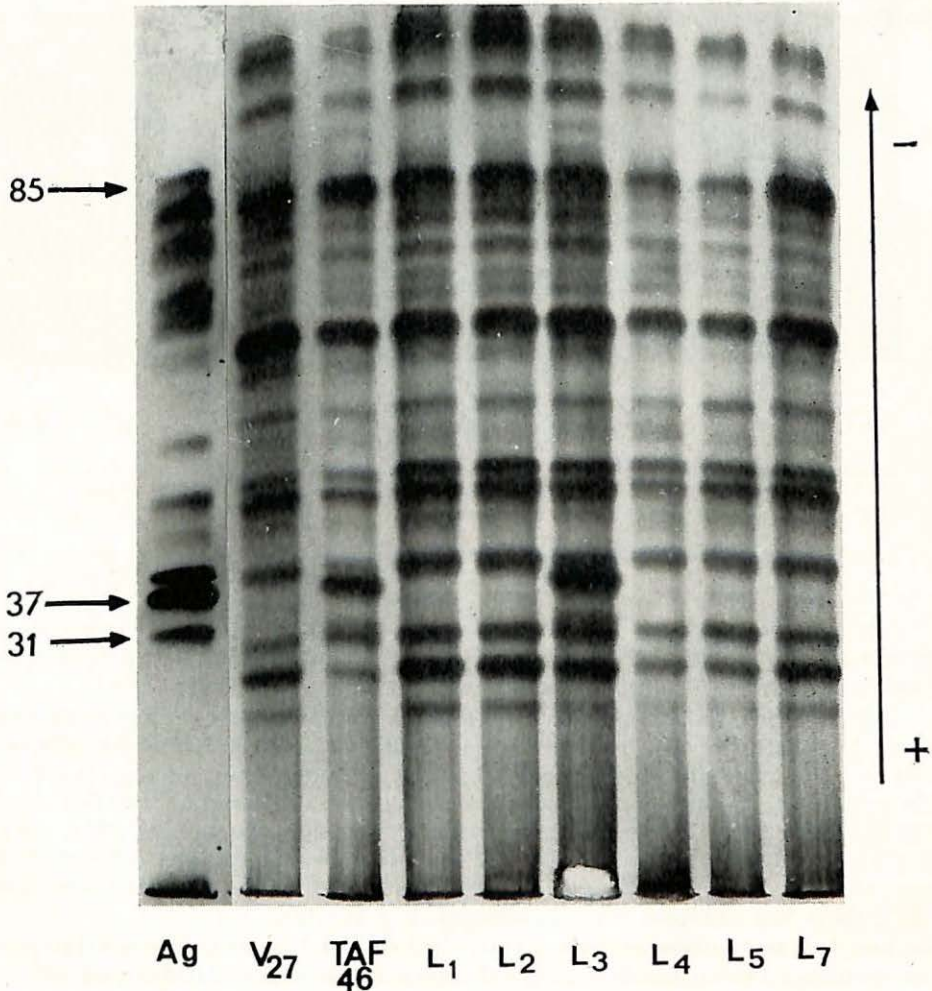


FIG. 2. — Diagrammes électrophorétiques des gliadines (gel d'amidon, tampon lactate d'aluminium. pH 3, 2) de l'*Agropyron intermedium* (Ag), du Blé tendre « Vilmorin 27 » (V 27) de l'amphiploïde « TAF 46 » et des 6 lignées d'addition disomique Blé × *Agropyron* (L₁ à L₇).

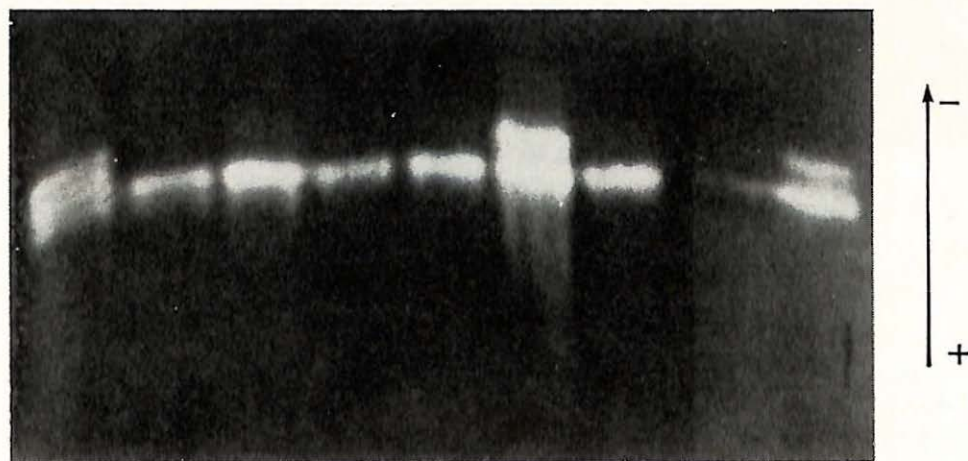
lignées d'addition analysées, seule L_3 possède les trois composants supplémentaires trouvés chez « TAF 46 », les cinq autres ayant des diagrammes identiques à celui de « Vilmorin 27 ».

On peut donc en déduire que les composants supplémentaires présents dans la fraction gliadine analysée, et matérialisés par les bandes signalées, sont sous la dépendance de la paire de chromosomes d'*Agropyron* présente chez la lignée L_3 .

On note également que, si l'amphiploïde partiel « TAF 46 » (et par conséquent L_3) possède bien certains composants typiques du diagramme de l'*Agropyron intermedium*, tous ne sont pas représentés ce que l'on conçoit aisément si l'on se rappelle que le génome X n'a conservé que le tiers du stock chromosomique de cette espèce. Les chromosomes responsables de la synthèse des autres composants sont donc à rechercher ailleurs que dans le génome X.

2. — Étude des zymogrammes β -amylases

D'après la classification établie antérieurement (JOURDRIER et BERNARD, 1977), il apparaît (figure 3) que « Vilmorin 27 », qui ne comporte que les constituants du groupe C_1 , est du type β -amylasique IV. Au même titre que l'*A. interme-*



Ag V27 L1 L2 L3 L4 L5 L7 TAF46

FIG. 3. — Diagrammes électrophorétiques des β -amylases (gel de polyacrylamide, tampon lactate d'aluminium pH = 3,2.) du Blé tendre « Vilmorin 27 » (V. 27), des lignées d'addition disomique Blé \times *Agropyron* (L_1 à L_7) et de l'amphiploïde partiel « TAF 46 ».

dium dont il est issu, c'est précisément au niveau de ce groupe que le zymogramme de « TAF 46 » se distingue de « Vilmorin 27 » par la présence d'une bande supplémentaire de plus forte mobilité. Cette même déviation s'observe dans le cas de la lignée L_4 , alors que toutes les autres se comportent comme le Blé.

On est donc en droit d'admettre que la paire de chromosomes d'*Agropyron* présente chez la lignée L_4 est responsable de la synthèse de l'isozyme supplémentaire.

3. — Étude des zymogrammes peroxydases

La figure 4 montre, d'une part que cinq des lignées d'addition disomique, L_2 , L_3 , L_4 , L_5 et L_7 ainsi que « TAF 46 » et « Vilmorin 27 » possèdent des diagrammes comparables et tous de type I, d'autre part, que l'*Agropyron* étudié et le Blé tendre renferment plusieurs bandes ayant des mobilités similaires. Elle met aussi en évidence que la lignée L_1 , résistante à la Rouille noire (*Puccinia graminis tritici*) (ERICKS. et HENN.), se distingue des autres lignées par la présence, dans son zymogramme, d'une bande peroxydasique supplémentaire (c).

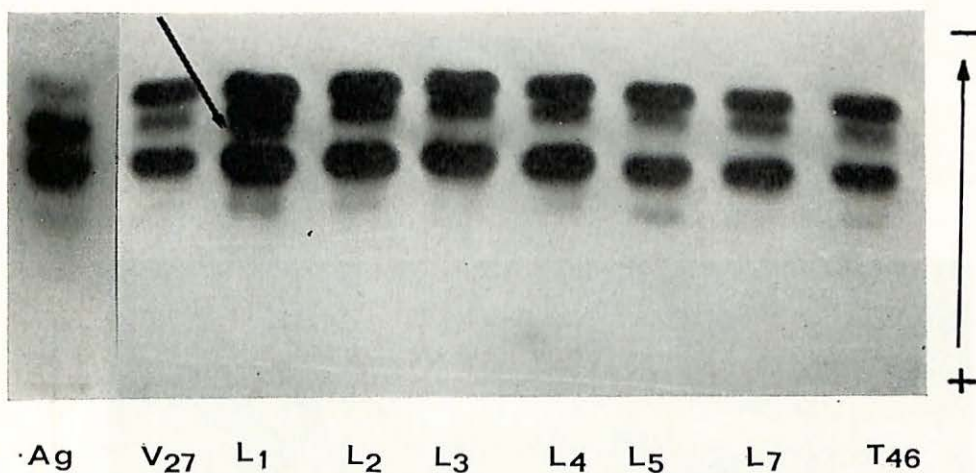


FIG. 4. — Diagrammes électrophorétiques des peroxydases (gel de polyacrylamide, tampon Tris HCl, pH 8, 6) de l'*Agropyron* intermedium (Ag), du Blé tendre « Vilmorin 27 » (V. 27), des 6 lignées d'addition disomique Blé \times *Agropyron* (L_1 à L_7) et de l'amphiploïde partiel « TAF 46 ».

Rappelons que chez les Blés tendres, les enzymes *a*, *c* et *d* sont sous la dépendance respective des chromosomes 7D, 4B et 7A (KOBREHEL et FEILLET, 1975). On peut ici supposer que la bande peroxydasique *c* de la lignée L_1 est bien synthétisée au niveau d'un chromosome de l'*Agropyron* car ce dernier possède une bande de même mobilité. Toutefois, cela ne préjuge pas de l'identité réelle entre cette bande *c* de l'*Agropyron* et l'enzyme *c* du Blé tendre.

Ces observations appellent quelques remarques :

1. Concernant la présence simultanée, chez L_1 , des bandes *b* et *c*, on signale que, dans le cadre des analyses effectuées jusqu'ici chez le Blé tendre (KOBREHEL et GAUTIER, 1974), jamais une telle constatation n'avait été faite.

2. Pour ce qui est de l'absence de déviation dans le diagramme de « TAF 46 », qui s'identifie à celui de « Vilmorin 27 », ce résultat ne met pas en doute le rôle majeur de la paire de chromosomes d'*Agropyron* de L_1 dans la synthèse des peroxydases, mais il laisse supposer un déterminisme plus complexe que celui observé dans le cas des gliadines ou des β -amylases, avec probablement un effet indirect du reste du génome (phénomène d'épistasie). On peut penser, par exemple, à

l'existence d'un système génétique répresseur de l'activité peroxydasique contrôlée par le système génétique du chromosome de L_1 . Cet effet ne se marque pas chez *A. intermedium* où nous avons observé la bande *c*. On est tenté de conclure à une interaction génotype Blé /génome X, mais notre analyse ne suffit pas à le démontrer. On ne doit pas perdre de vue que, chez *A. intermedium*, les chromosomes du génome X se trouvent dans un contexte génétique bien différent et surtout très complexe.

3. Il y a enfin *localisation, sur le même chromosome d'Agropyron, des gènes de résistance à la Rouille noire et de la synthèse de la peroxydase c*. Ces résultats ne peuvent, en aucun cas, nous permettre de prétendre à l'existence d'une unité fonctionnelle responsable des deux caractères; on peut toutefois rappeler une thèse avancée à diverses reprises, et tout récemment par EDREVA (1976), thèse mettant en avant le rôle biologique et la participation des peroxydases comme facteurs de résistance aux maladies des plantes.

Conclusions

Nous avons montré que la présence du génome X d'*A. intermedium* dans le contexte génétique du Blé « Vilmorin 27 » induisait une variabilité génétique dans les processus de synthèse des gliadines, des β -amylases et des peroxydases, variabilité dont le déterminisme paraît assez simple au moins dans les deux premiers cas puisque, pour chacune des deux protéines étudiées, la présence d'une seule paire de chromosomes provoque des déviations identiques à celles observées pour le génome X tout entier, celle de L_3 pour les gliadines, celle de L_4 pour les β -amylases.

Pour les peroxydases, le processus est un peu plus complexe : il met en jeu une troisième paire de chromosomes, celle de L_1 , qui remplit un rôle majeur évident dans la synthèse des enzymes peroxydasiques, mais il suppose également l'intervention d'autres systèmes génétiques portés par d'autres chromosomes et qui viennent masquer l'effet de celui-ci.

Si l'on se rapporte aux résultats déjà connus chez le Blé, on est tenté de rattacher chacune des paires de chromosomes d'*Agropyron* ainsi identifiées aux groupes d'homéologie responsables des mêmes synthèses chez le Blé tendre :

- Groupe 1 ou 6 pour la paire de L_3 (SHEPHERD, 1968; AUTRAN, 1975);
- Groupe 4 pour la paire de L_4 (JOURRIER et CAUDERON, 1976).

Mais ceci ne doit être regardé que comme une hypothèse de travail. Dans ces deux cas, la création des lignées de substitution optimale réalisées avec les aneuploïdes adéquats permettra de prouver si l'homéologie constatée au niveau des gènes de synthèse des protéines s'étend au chromosome tout entier.

Nous savons — et ceci ne doit pas étonner quand on connaît la complexité des processus de spéciation — qu'il n'en est pas toujours ainsi. Dans une étude similaire, il a été, en effet, démontré que chez le seigle (*Secale cereale*), la synthèse des β -amylases du groupe C_2 était assurée par le chromosome E, qui correspond au groupe d'homéologie 5 (BERNARD *et al.*, 1977) alors que, les travaux effectués sur le Blé tendre « Chinese spring » nous avaient amenés à penser que le groupe homéologue 4 était impliqué dans la synthèse de l'ensemble des constituants de la β -amylase (JOURRIER et CAUDERON, 1976).

En revanche, au niveau des peroxydases, les résultats obtenus permettent assez difficilement de se prononcer quant au groupe d'homéologie de la paire de chromosomes de la lignée L_1 . Bien qu'il soit intéressant de noter que pour cette dernière, une homéologie avec le groupe 7 ait déjà été établie (THE et BAKER, 1970)

par la méthode des compensations génétiques (isolement de la lignée de substitution optimale dans laquelle le chromosome d'*Agropyron* s'est substitué au chromosome 7D du Blé), des analyses complémentaires s'avèrent encore nécessaires et elles seront entreprises à partir d'une série d'aneuploïdes isolés récemment.

D'ores et déjà, il est donc possible d'identifier trois paires de chromosomes d'*Agropyron intermedium* à l'aide de marqueurs biochimiques. Pour ce qui est des autres chromosomes, on peut espérer trouver d'autres marqueurs, comme cela a déjà été fait chez le Blé.

D'autre part, nous avons pu établir une relation entre une activité peroxydase et un caractère d'intérêt agronomique. Il reste à préciser avec quelle sécurité ce marqueur biochimique pourra être utilisé dans les programmes de transfert des gènes de résistance à la Rouille noire par induction de recombinaison homéologue (CAUDERON et RYAN, 1974; RYAN, 1975) et dans les programmes de sélection par introgression.

Reçu pour publication en mars 1978.

Remerciements

Nous remercions M. FEILLET et M^{me} Françoise DOSBA qui ont bien voulu se charger de la lecture de ce manuscrit.

Summary

Identification of Agropyron intermedium chromosomes involved in the gliadin β -amylase and peroxydase synthesis by means of wheat \times Agropyron disomic addition lines

From an octoploid (*T. aestivum* cv. « Vilmorin 27 » \times *Agropyron intermedium*) derivative « TAF 46 » ($2n = 56$, A, B, D, X genomes) and from a set of six disomic addition lines (cf. Table 1) isolated from it, altogether in the background of the common wheat « Vilmorin 27 » an electrophoretic analysis of gliadins, β -amylases and peroxidases was carried out.

The presence of the X genome of *Agropyron* led to extra bands compared to the wheat gliadins and β -amylases patterns (also present in the original *Agropyron intermedium*). In both cases, this difference was shown also in one of the addition lines patterns: L_3 for the gliadins (fig. 2), and L_4 for the β -amylases (fig. 3). On the basis of this results it may be concluded that the *Agropyron* chromosomes present in L_3 and L_4 are respectively implied in gliadin and β -amylase synthesis controlled by the X genome. Moreover this suggest the hypothesis for homoeologous relationships between group 1 or 6 for the *Agropyron* chromosomes of L_3 and 4 for these of L_4 .

The genetic behaviour of the peroxydase synthesis seems more complicated. In fact, whereas peroxydase zymogram phenotypes are similar for « TAF 46 » and « Vilmorin 27 », L_{11} , in other respects resistant to stem rust, may be easily identified by a specific extra band (as well as the original *Agropyron intermedium*) (fig. 4). The effect of modifying genes present on other chromosomes might explain this.

The results made us unable to confirm the relationships between the *Agropyron* chromosome of L_4 and homoeologous group 7 of wheat.

Références bibliographiques

- AURIAU Ph. *et al.*, 1976. Variabilité génétique de la composition des gliadines, gluténines, β -amylases, α -esterases, peroxydases et phosphatases acides du Blé. (*T. aestivum*). *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 51-66.
- AUTRAN J. C., 1975. Nouvelles possibilités d'identification des variétés françaises de Blé tendre par électrophorèse des gliadines du grain. *Ind. agric. alim.*, **9-10**, 1 075-1 094.

- AUTRAN J. C., BOURDET A., 1975. L'identification des variétés de Blé : établissement d'un tableau général de détermination fondé sur le diagramme électrophorétique des gliadines du grain. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 277-300.
- BERNARD M., AUTRAN J. C., JOUDRIER Ph., 1977. Possibilités d'identification de certains chromosomes du Seigle à l'aide de marqueurs biochimiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 355-362.
- CAUDERON Y., 1958. Étude cytogénétique des Agropyron français et de leurs hybrides avec les Blés. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 389-567.
- CAUDERON Y., 1966. Étude cytogénétique de l'évolution du matériel issu de croisement entre *Triticum aestivum* et *Agropyron intermedium*. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 43-70.
- CAUDERON Y., SAIGNE B., DAUGE M., 1973. The resistance to wheat rusts of *Agropyron intermedium* and its use in wheat improvement. *Proc. 4th. Int. Wheat Genet. Symposium*, Columbia Missouri, 401-407.
- CAUDERON Y., RYAN G., 1974. *Aegilops speltoides* promotion of homoeologous pairing in one *Triticum aestivum* × *Agropyron intermedium* derivative. *Wheat Inf. Serv.*, **39**, 1-5.
- CHUECA M. C., CAUDERON Y., 1977. Induction d'appariements homéologues entre les chromosomes du Blé tendre et un télésome d'*Agropyron intermedium* par croisement avec des *Aegilops*. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 135-150.
- EDREVA A. M., 1976. On the biological role and the participation of the peroxydase in plant resistance phenomena. (bulgare res. anglais) *Genetica i Selektisija* (Sofia), **9**, 241-250.
- HART G. E., Mc MILLIN D. E., SEARS E. R., 1976. Determination of the chromosomal location of a glutamate oxaloacetate transaminase structural gene using. *Triticum-Agropyron* translocations. *Genetics*, **38**, 49-61.
- JOUDRIER P., BOURDET A., 1972. Aspect génétique des activités β amylasiques dans le grain de Blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **22**, 263-279.
- JOUDRIER P., 1974. Spécificité génétique de la β amylase chez *T. aestivum* : existence de 5 types de zymogrammes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **278**, série D, 1 777-1 780.
- JOUDRIER P., CAUDERON Y., 1976. Localisation chromosomique de gènes contrôlant la synthèse de certains constituants, β amylasique du grain de Blé tendre. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **282**, série D, 115-118.
- JOUDRIER P., BERNARD M., 1977. Responsabilité du génome D sur certains isozymes β amylase du grain de Blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 35-47.
- KOBREHEL K., GAUTHIER M. F., 1974. Variability in peroxydase isozymes in wheat and related species. *Can. J. Bot.*, **52**, 755-759.
- KOBREHEL K., FEILLET P., 1975. Identification of genomes and chromosomes involved in wheat peroxidase synthesis of wheat seeds. *Can. J. Bot.*, **20**, 2 336-2 344.
- KONZAK C. F., 1977. Genetic control of the content, amino-acid composition, and processing properties of proteins in wheat. *Advances in Genetics*, **19**, 407-582.
- Mac INTOSH R. A., 1973. A catalogue gene symbols for wheat. *Proc. 4th Int. Genet. Symposium*, Columbia, Missouri, 893-937.
- Mac INTOSH R. A., 1977. Catalogue of gene symbols, 1977, supplement. *Annual Wheat newsletter*, **23**, 8-9.
- RODRIGUEZ-LAPERENA M. A. *et al.*, 1975. Biochemical evidence of chromosome homeology among related plant genera. *Plant. Sc. Letters*, **5**, 387-393.
- RYAN G., 1975. *Transferts chromosomiques chez le Blé tendre (Triticum aestivum). Étude de descendances d'hybrides interspécifiques, résistances génétiques à la Rouille noire dérivées de l'Agropyron intermedium et de l'Aegilops speltoides.* Thèse de Docteur Ingénieur, Univer. Paris-Sud, Orsay, 123 p.
- SHEPHERD K. W., 1968. Chromosomal control of endosperm proteins in wheat and rye. *Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.*, Canberra, 96-96.
- THE T. T., BAKER E. P., 1970. Homoeologous relationships between two *Agropyron intermedium* chromosomes and wheat. *Wheat Inf. Serv.*, **31**, 29-31.