



HAL
open science

Présentation rapide de la méthode d'analyse de la méiose développée par G. KIMBER* et collaborateurs

Anne Espinasse

► To cite this version:

Anne Espinasse. Présentation rapide de la méthode d'analyse de la méiose développée par G. KIMBER* et collaborateurs. *Agronomie*, 1982, 2 (3), pp.267-272. hal-00884380

HAL Id: hal-00884380

<https://hal.science/hal-00884380>

Submitted on 11 May 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.

Présentation rapide de la méthode d'analyse de la méiose développée par G. KIMBER* et collaborateurs

Anne ESPINASSE

I.N.R.A., Station d'Amélioration des Plantes florales, F 83600 Fréjus.

RÉSUMÉ
Meioses,
Analyse de la méiose,
Analyse génomique.

Note explicative de la méthode statistique d'analyse de la méiose développée dans le cas des hybrides triploïdes (ALONSO & KIMBER, 1981), des hybrides tétraploïdes (KIMBER & ALONSO, 1981), des hybrides pentaploïdes (ESPINASSE & KIMBER, 1981).

SUMMARY
Meiosis,
Meiosis analysis,
Genomic analysis.

Short summary of the meiosis analysis method developed by G. KIMBER and coworkers

This short communication briefly reviews the statistical method of meiosis analysis established by ALONSO & KIMBER(1981) for triploid hybrids, by KIMBER & ALONSO (1981) for tetraploid hybrids, by ESPINASSE & KIMBER(1981) for pentaploid hybrids.

I. GENÈSE DE LA MÉTHODE

Depuis que KIHARA (1930) a utilisé les fréquences relatives des appariements méiotiques chez des hybrides interspécifiques pour établir la phylogénie des espèces parentes, le problème de la valeur à attribuer à ces appariements se pose. GAUL (1958) s'interroge quant à l'importance et la signification de chacun des paramètres mesurables, mode, moyenne, variances, valeurs extrêmes, pour interpréter en termes phylogéniques le degré d'appariement chromosomique. Privilégier tel ou tel paramètre revient implicitement à modéliser le phénomène d'appariement des chromosomes en méiose, lequel est encore inexplicé.

SANCHEZ-MONGE & JOUVE (1973) décrivent un modèle binomial d'appariement des chromosomes homéologues et montrent ainsi que les appariements se produisent de façon discriminante strictement entre chromosomes d'un même groupe d'homéologie.

DRISCOLL *et al.* (1979), sur la base d'un modèle binomial d'appariement des bras chromosomiques, développent les équations donnant les nombres théoriques de chaque figure méiotique pour des hybrides triploïdes à hexaploïdes dont tous les génomes sont équidistants. DRISCOLL *et al.* (1980) étendent alors la méthode au cas d'un hybride hexaploïde composé de 3 paires de chromosomes homologues, ces paires étant homéologues entre elles 3 par 3.

ALONSO & KIMBER (1981), pour les hybrides triploïdes, KIMBER & ALONSO (1981), pour les hybrides tétraploïdes, et ESPINASSE & KIMBER (1981), pour les hybrides penta-

ploïdes, ont alors généralisé la méthode d'analyse de la méiose précédente au cas d'appariements préférentiels entre les génomes.

II. HYPOTHÈSE DE BASE

Les 3 premières hypothèses résultent des analyses de la méiose de la série des télacentriques du blé. KIMBER & HULSE (1978) sont capables de prédire à 2 p. 100 près, soit une excellente prévision, la fréquence des bivalents observés chez *Triticum aestivum*, cv « Chinese Spring », grâce à une méthode de calcul basée sur la mesure de la fréquence moyenne d'appariement homologue de chacun des 41 télacentriques disponibles chez « Chinese Spring » (SALLEE & KIMBER, 1978). L'excellence de la prédiction du comportement méiotique des 2 bras d'un chromosome à partir de celui des 2 télacentriques correspondants justifie l'hypothèse I d'indépendance des appariements de part et d'autre du centromère.

Si la fréquence théorique des bivalents est calculée comme précédemment mais en considérant que les 2 télacentriques d'un même chromosome ont la même fréquence d'appariement homologue, la prédiction reste bonne (KIMBER *et al.*, 1981). Le modèle est alors identique au modèle binomial de SANCHEZ-MONGE & JOUVE (1973).

Si la fréquence théorique des bivalents est calculée en considérant que tous les télacentriques de « Chinese Spring » ont même fréquence d'appariement homologue, la prédiction quoique moins bonne demeure excellente (KIMBER *et al.*, 1981). D'où la justification de la définition de « c », variable introduite par DRISCOLL *et al.* (1979, 1980) dans leur modèle binomial, que KIMBER *et al.* (1981) définissent désormais comme « la fréquence moyenne

* Dr G. KIMBER et collaborateurs, University of Missouri 205 Curtis Hall, Columbia, MO, 65211, U.S.A.

d'appariement d'une paire de bras chromosomiques ». L'hypothèse II consiste à admettre que cette fréquence moyenne vaut pour tous les bras de chromosomes. « c » ne doit pas être confondu avec le nombre de chiasma, les bras chromosomiques appariés peuvent l'être par 1 à n chiasma.

Le fait d'obtenir une bonne prédiction des comportements méiotiques observés à partir de modèles fondés sur la définition de « c » conforte les arguments en faveur d'un seul site d'initiation des appariements chromosomiques (SVED, 1966 ; SYBENGA, 1969) lequel serait terminal puisque les appariements sont centripètes (SEARS, 1972 ; SALLEE & KIMBER, 1978). S'il n'existe qu'un seul site d'initiation des appariements, il est peu probable qu'une fois l'appariement amorcé des échanges de partenaires puissent se produire ; aussi KIMBER *et al.* (1981) admettent-ils que (hypothèse III) chaque bras chromosomique est au plus apparié avec un seul autre bras. Bien que cette hypothèse soit infirmée par l'existence de trivalents non linéaires chez la plupart des espèces et celle des appariements multibras du maïs, les modèles construits à partir de cette hypothèse III ont néanmoins bonne valeur de prédiction.

Les 3 hypothèses précédentes concernent la réalisation physique de l'appariement entre bras de chromosomes préassociés. La décomposition du phénomène de l'appariement en 2 étapes, l'une de préassociation des chromosomes en fonction de leur degré de ressemblance, la suivante de réalisation de l'appariement avec échanges de matériel génétique, est classique : le préarrangement spatial des chromosomes selon leurs affinités apparaît désormais démontré ; il persisterait même à l'état somatique (FELDMAN *et al.*, 1966) et serait contrôlé génétiquement dans le genre *Triticum* (AVIVI & FELDMAN, 1973 ; FELDMAN & AVIVI, 1973).

Dans un hybride constitué de i génomes il existe : $r = \frac{i(i-1)}{2}$ relations d'affinités entre les génomes pris 2 à 2

qui régissent l'arrangement spatial des chromosomes. Mais il n'est pas possible de définir r variables car le système final d'équations à résoudre est alors indéterminé. Aussi ALONSO & KIMBER (1981) ne définissent-ils qu'une seule variable :

x : affinité relative entre les génomes les plus proches.

$(1-x) = y$: affinité relative entre les génomes les plus éloignés.

La réduction à la variable x dans le cas des hybrides triploïdes où 3 variables au plus sont à définir est totalement justifiée. Mais dans le cas des hybrides tétraploïdes et des hybrides pentaploïdes, KIMBER & ALONSO (1981), ESPINASSE & KIMBER (1981) réduisent respectivement les 6 et 10 variables possibles entre les génomes pris 2 à 2 à la variable x ; ils ne vérifient pourtant pas si l'augmentation du nombre des équations ne permet pas de définir des variables supplémentaires sans conduire à un système indéterminé et s'il n'est pas nécessaire de définir d'autres variables pour décrire les interactions entre les relations d'affinités. La réduction à la variable x constitue l'hypothèse IV de base de la méthode d'analyse de la méiose développée par G. KIMBER et collaborateurs.

Il paraît hautement probable que les relations d'affinités entre les b (si b est le nombre de base chromosomique) chromosomes des i génomes constitutifs de l'hybride ($i = 3, 4, 5$ respectivement pour les hybrides tri-, tétra-, pentaploïdes) soient quasi constantes d'un groupe d'homéologie à l'autre. Il est donc admis, hypothèse V, que les b -uplets (respectivement tri-, quadru- et quintuplet) ont un comportement identique et indépendant.

III. DÉVELOPPEMENT DE LA MÉTHODE

A. Cas des hybrides triploïdes

Un hybride triploïde est constitué de b triplets, si b est le nombre de base chromosomique. Entre les 3 chromosomes d'un triplet, il peut se produire 0, 1 ou 2 associations au plus compte tenu des hypothèses III d'unicité des partenaires appariés et I d'indépendance des appariements de part et d'autre du centromère.

Les probabilités de ces 3 événements s'expriment en fonction de c (tabl. 1), fréquence moyenne d'association d'une paire de bras chromosomiques.

$$P(A = 0) = (1 - c)^2$$

$$P(A = 1) = 2c(1 - c)$$

$$P(A = 2) = c^2$$

TABLEAU 1

Possibilités et probabilités d'appariement entre les 3 chromosomes d'un uplet triploïde.
Possibilities and probabilities of pairing between the three chromosomes of a triploid uplet.

A = 0 association		probabilité $P(A = 0) = (1 - c)^2$
A = 1 association		probabilité $P(A = 1) = (1 - c) \times 2c$
A = 2 associations		probabilité $P(A = 2) = c^2$

c = fréquence moyenne d'appariement d'une paire de bras chromosomique

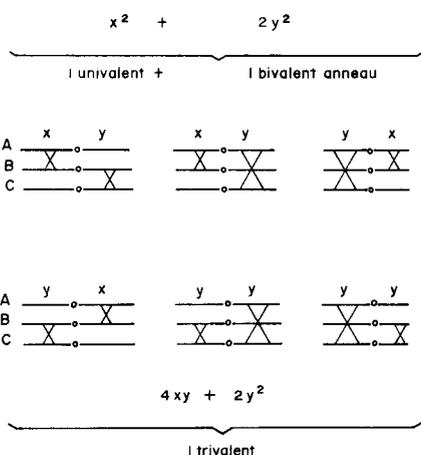
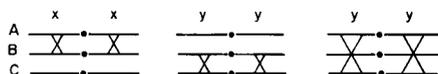
Nota : 1. bras chromosomique n'étant au plus associé qu'avec un seul autre bras chromosomique (hypothèse III), il ne peut se produire au plus qu'une association entre les 3 bras d'un même côté du centromère avec une probabilité de c de se réaliser, $1 - c$ de ne pas avoir lieu.

2. De part et d'autre du centromère l'appariement représenté dans ce schéma par une croix vaut pour les 3 appariements possibles de 2 bras de chromosomes pris 3.

TABLEAU 2

Les 9 configurations méiotiques possibles exprimées en fonction de x et y pour un uplet triploïde présentant 2 appariements
 The 9 meiotic configurations expressed in terms of x and y for a triploid uplet with two pairing events.

Si l'hybride triploïde a la structure génomique :



Chacun de ces 3 événements conduit à l'obtention de configurations méiotiques différentes :

— si aucun des 3 chromosomes n'est apparié, on observe 3 univalents avec une probabilité conditionnelle $D((f = 3 I)/A = 0)$ égale à 1 ;

— si une association se produit entre 1 paire quelconque de bras chromosomiques, on observe toujours 1 bivalent

droit et 1 univalent. La probabilité conditionnelle $D((f = II d + I)/A = 1)$ est égale à 1 ;

— si 2 associations se produisent entre 2 paires de bras chromosomiques, on observe :

- soit 1 bivalent anneau et 1 univalent,
- soit 1 trivalent.

Les probabilités de chacune des 2 configurations méiotiques s'expriment en fonction de x et y ($y = 1 - x$)

(tabl. 2) :

$$D((f = II a + I)/A = 2) = (x^2 + 2 y^2) (x + 2 y)^{-2}$$

$$D((f = III)/A = 2) = (4 xy + 2 y^2) (x + 2 y)^{-2}.$$

Pour un triplet, on en déduit alors les nombres attendus d'univalents (N_I), de bivalents droits ($N_{II d}$), de bivalents anneaux ($N_{II a}$) et de trivalents (N_{III}) (tabl. 3) de la façon suivante :

$$N_I = P(A = 0) \cdot D((f = 3 I)/A = 0) \cdot n_{I0} + P(A = 1) \cdot D((f = II d + I)/A = 1) \cdot n_{II d} + P(A = 2) \cdot D((f = II a + I)/A = 2) \cdot n_{II a}$$

$$N_{II d} = P(A = 1) \cdot D((f = II d + I)/A = 1) \cdot n_{II d}$$

$$N_{II a} = P(A = 2) \cdot D((f = II a + I)/A = 2) \cdot n_{II a}$$

$$N_{III} = P(A = 2) \cdot D((f = III)/A = 2) \cdot n_{III}$$

où n_{Kf} est le nombre de figure méiotique K dans la configuration méiotique f , par exemple $n_{I0} = 3$ (tabl. 3).

Compte tenu de l'hypothèse V, pour un hybride triploïde de b triplets (ou b groupes d'homéologie), les nombres théoriques sont, si les probabilités dans les équations précédentes sont exprimées en fonction de c , x et y :

$$N_I = b \left[(1 - c)^2 \cdot 3 + 2 c(1 - c) + c^2 \cdot \frac{x^2 + 2 y^2}{(x + 2 y)^2} \right]$$

$$N_{II d} = b [2 c(1 - c)]$$

$$N_{II a} = b \left[c^2 \cdot \frac{x^2 + 2 y^2}{(x + 2 y)^2} \right]$$

$$N_{III} = b \left[c^2 \cdot \frac{4 xy + 2 y^2}{(x + 2 y)^2} \right] \text{ et } x + y = 1.$$

TABLEAU 3

Fréquences théoriques des figures méiotiques pour un triplet.
 Expected frequencies of meiotic figures for a triploid uplet.

Associations	A = 0	A = 1	A = 2	f = 3
Probabilités des associations P(A)	$(1 - c)^2$	$2 c(1 - c)$	c^2	
Configuration méiotique f	f = 0	f = 1	f = 2	f = 3
$f = n_{Kf} \cdot K$	3 I	1 II d + 1 I	1 II a + 1 I	1 III
Probabilité des configurations D(f)	1	1	$\frac{x^2 + 2 y^2}{(x + 2 y)^2}$	$\frac{4 xy + 2 y^2}{(x + 2 y)^2}$
Fréquence théorique de la figure méiotique K				
K = I univalent	$3(1 - c)^2$	$2 c(1 - c)$	$c^2 \cdot \frac{x^2 + 2 y^2}{(x + 2 y)^2}$	
K = II d bivalent droit		$2 c(1 - c)$		
K = II a bivalent anneau			$c^2 \cdot \frac{x^2 + 2 y^2}{(x + 2 y)^2}$	
K = III trivalent				$c^2 \cdot \frac{4 xy + 2 y^2}{(x + 2 y)^2}$

L'estimation de c est donnée par :

$$\hat{c} = \frac{N_{IIa} + 2(N_{IIa} + N_{III})}{2b}$$

où N_{IIa} , N_{IIa} , N_{III} sont les nombres observés.

Il existe plusieurs solutions analytiques en x qui minimisent la somme des carrés des écarts entre les nombres théoriques et les nombres observés. Seule la valeur comprise entre 0,5 et 1 est retenue, les autres valeurs (négatives et comprises entre 0 et 0,5) sont considérées comme n'ayant aucune signification biologique.

Des programmes écrits pour un microprocesseur permettent de calculer l'estimation de x . Cette valeur est utilisée comme une mesure de l'affinité relative entre les génomes.

B. Cas des hybrides tétraploïdes et pentaploïdes

Il s'agit d'une généralisation de la méthode décrite pour les hybrides triploïdes ; les 4 hypothèses de base sont rigoureusement les mêmes.

Compte tenu de l'hypothèse III entre les 4 ou les 5 chromosomes d'un uplet, de 0 à 4 associations au plus peuvent se produire. KIMBER & ALONSO (1981), ESPINASSE & KIMBER (1981) ont considéré que la définition de « c » demeurerait valable et que les probabilités de ces 5 événements (0 à 4 associations) suivaient encore une loi binomiale : $[(1 - c) + c]^4$.

Les 6 (ou 10) affinités relatives entre les 4 (ou 5) chromosomes pris par couple sont définies par la seule variable x ; 4 modèles différents de structure génomique pour les hybrides tétraploïdes et 6 modèles pour les hybrides pentaploïdes sont alors possibles (tabl. 4).

Les auteurs précités dérivent dans chaque modèle les nombres théoriques attendus de chaque figure méiotique selon la procédure établie pour les hybrides triploïdes et utilisent les mêmes procédures d'estimations pour chacun des modèles. Le modèle qui correspond à la plus petite somme des carrés des écarts est alors retenu, avec le \hat{x} qui

lui est associé, l'estimation et l'estimateur étant confondus sous la notation \hat{x} .

Dans le cas des hybrides tétraploïdes et pentaploïdes il n'existe pas de solution analytique simple. Le minimum de la fonction est déterminé par résolution itérative des équations (programmes écrits pour le microprocesseur).

IV. INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

A. Cas des hybrides triploïdes

Pour être correcte, l'interprétation phylogénétique des données cytogénétiques nécessite l'utilisation simultanée des estimations de c et x .

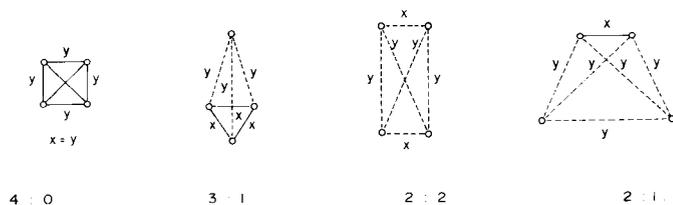
Une valeur de \hat{x} égale à 0,5 signifie que les 3 génomes s'apparient de façon non préférentielle ; la meilleure représentation de la structure génomique est alors un triangle équilatéral. Si l'estimation de c est élevée (proche de 1) les 3 sommets du triangle sont identiques (3 génomes AAA). Si \hat{c} est faible (inférieur à 0,3 : valeurs de c pour lesquelles les courbes fréquence de la figure méiotique en fonction de x deviennent plates), les 3 génomes distincts ABC sont également distants.

Une valeur de \hat{x} avoisinant 1 (à la limite $\hat{x} = 1$) signifie que 2 des 3 génomes sont plus proches entre eux qu'ils ne sont du troisième. La meilleure représentation est le triangle isocèle. Si \hat{c} est élevé, 2 sommets du triangle sont homologues (AAB). Si \hat{c} est faible les 3 sommets du triangle sont distincts (ABC) mais 2 se ressemblent plus.

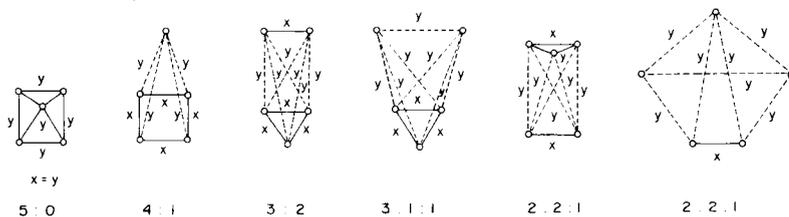
Pour les valeurs intermédiaires de \hat{x} , l'interprétation est plus délicate. Les courbes $N_k = f(x)$ (N_k nombre théorique de chaque figure méiotique K) étant plates jusqu'à une valeur de \hat{x} égale à 0,8, ALONSO & KIMBER (1981) considèrent qu'en deçà de cette valeur le \hat{x} est peu différent de 0,5. Au-delà, 2 génomes sont plus proches, mais il s'agit au mieux d'une homéologie plus étroite.

La valeur de \hat{x} ne peut être utilisée comme une mesure absolue de distance entre les génomes. Elle est relative aux

Hybrides tétraploïdes



Hybrides pentaploïdes



— génomes liés par x : plus proches
 - - - - - génomes liés par y : plus éloignés

Nota : KIMBER et collaborateurs confondent sous la notation 4 : 0 (ou 5 : 0), le modèle 4 : 0 (ou 5 : 0) au sens strict pour lequel les 4 (ou 5) génomes homologues, équidistants ne s'apparient pas préférentiellement et le modèle 1 : 1 : 1 : 1 (ou 1 : 1 : 1 : 1 : 1) pour lequel les 4 (ou 5) génomes sont totalement distincts et les appariements sont également équiprobables.

TABLEAU 4

Les différents modèles de structure génomique possible pour les hybrides tétraploïdes.

The genomic framework models for tetraploids and pentaploids.

3 génomes mis en présence et sera différente d'un hybride A.B.C. à un hybride A.B.D.

B. Cas des hybrides tétraploïdes et pentaploïdes

L'interprétation requiert également l'utilisation conjointe des valeurs de \hat{c} et de \hat{x} . 4 modèles pour les hybrides tétraploïdes (tabl. 4) et 6 modèles pour les hybrides pentaploïdes (tabl. 4) sont différenciés par cette méthode. Pour les valeurs extrêmes de \hat{x} et de \hat{c} il n'y a pas d'ambiguïtés possibles : chaque modèle est parfaitement défini par des nombres théoriques différents pour chacune des figures méiotiques et les données observées ne s'ajustent qu'à un seul modèle. Par contre, pour les valeurs intermédiaires l'interprétation est encore plus délicate du fait de la multiplication du nombre des génomes et des relations d'affinité. Généralement des conclusions définitives sont impossibles.

V. INTÉRÊTS ET LIMITES DE LA MÉTHODE

KIMBER et ses collaborateurs ont montré que cette méthode établie essentiellement pour traiter les données cytogénétiques du genre *Triticum* (*Aegilops* compris) s'applique à de nombreuses autres espèces : *Gossypium*, *Collinsia*, *Papaver* ...

Malgré la difficulté qu'il y a à interpréter les valeurs intermédiaires, cette méthode permet de déterminer de

façon définitive, à partir du comportement méiotique des hybrides triploïdes, les parents diploïdes d'espèces tétraploïdes ou bien, à partir des hybrides tétraploïdes et pentaploïdes, les génomes communs à 2 espèces pour ne citer que les 2 exemples d'utilisation les plus fréquents.

La bonne prédiction des comportements méiotiques d'amphiploïdes artificiels obtenue par cette méthode d'analyse constitue la principale justification des nombreuses hypothèses formulées lors du développement de la méthode.

Néanmoins, la méthode des moindres carrés ne permet pas de calculer l'intervalle de confiance de la valeur de \hat{x} . Aussi la résolution des équations par la méthode du maximum de vraisemblance est-elle proposée par AZAÏS *et al.* (1982).

Par ailleurs ces auteurs envisagent de s'interroger sur 2 points implicitement admis par KIMBER et ses collaborateurs pour les niveaux supérieurs de ploïdie :

— La loi de probabilité demeure-t-elle binomiale aux niveaux tétraploïdes et pentaploïdes ?

— La réduction à 2 classes, x et $1 - x$, de l'ensemble des relations d'affinités entre les génomes est-elle la meilleure hypothèse simplificatrice ?

Reçu le 15 juillet 1981.

Accepté le 13 novembre 1981.

REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier J. B. DENIS, J. M. AZAÏS et G. DOUAIRE des nombreuses heures passées à réfléchir ensemble sur ces modèles d'un point de vue plus mathématique que ma première approche de cytogénéticienne ne me l'avait permis.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alonso L. C., Kimber G., 1981. The analysis of meiosis in hybrids II. triploid hybrids. *Can. J. Genet. Cytol.*, **23**, 221-234.
- Avivi L., Feldman M., 1973. Mechanism of non random chromosome placement in common wheat. *Proc. 4th int. Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Mo, U.S.A., 627-631.
- Azaïs J. M., Denis J. B., Douaire G. Analyse statistique de configurations méiotiques dans le cas de triploïdes. *Agronomie*, **2**, 3.
- Driscoll C. J., Bielig L. M., Darvey N. L., 1979. An analysis of frequencies of chromosome configurations in wheat and wheat hybrids. *Genetics*, **91**, 755-767.
- Driscoll C. J., Gordon G. H., Kimber G., 1980. Mathematics of chromosome pairing. *Genetics*, **95**, 159-169.
- Espinasse A., Kimber G., 1981. The analysis of meiosis in hybrids. V. Pentaploids hybrids. *Can. J. Genet. Cytol.*, **24**.
- Feldman M., Avivi L., 1973. The pattern of chromosomal arrangement in nuclei of common wheat and its genetics control. *Proc. 4th int. Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Mo, U.S.A., 675-684.
- Gaul H., 1958. A critical survey of genome analysis. *Proc. 1st. int. Wheat Genet. Symp.* Winnipeg Manitoba, 194-206.
- Kihara M., 1930. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. *Cytologia*, **2**, 106-156.
- Kimber G., Alonso L. C., 1981. The analysis of meiosis in hybrids. III. Tetraploid hybrids. *Can. J. Genet. Cytol.*, **23**, 235-254.
- Kimber G., Alonso L. C., Sallee P. J., 1981. The analysis of meiosis in hybrids. I. Aneuploid hybrids. *Can. J. Genet. Cytol.*, **23**, 209-219.
- Kimber G., Hulse M. M., 1978. The analysis of chromosome pairing in hybrids and the evolution of wheat. *Proc. 5th. int. Wheat Genet. Symp.* New Dehli. 63-72.
- Sallee P. J., Kimber G., 1978. An analysis of the pairing of wheat telocentric chromosomes. *Proc. 5th int. Wheat Genet. Symp.* New Dehli, 408-419.
- Sanchez-Monge E., Jouve de la Barreda N., 1973. The B genome of Spanish primitive tetraploid wheat cultivars. *An. Inst. nat. Invest. agrar. Ser. Prod. veg.* **3**, 9-13.
- Sears E. R., 1972. Reduced proximal crossing-over in telocentric chromosomes of wheat. *Genet. iber.*, **24**, 233-239.
- Sved J. A., 1966. Telomere attachment of chromosomes. Some genetical and cytological consequences. *Genetics*, **53**, 747-756.
- Sybenga J., 1969. Allopolyploidization of autopoloids. I. Possibilities and limitations. *Euphytica*, **18**, 355-371.