

16 OCT. 1978

Rhame

Yves SAVIDAN

LE XIVème CONGRES INTERNATIONAL DE GÉNÉTIQUE
ET LES RECHERCHES SUR L'APOMIXIE EN 1978



27 JUIN 1979

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° B. 9709B7PV

Ce rapport n'est pas destiné à
publication. C'est une mise au clair
d'une réflexion sur les différentes
notés prises au cours de notre mis-
sion en URSS, du 19/8 au 7/9/1978.

Yves SAVIDAN

LE XIVème CONGRES INTERNATIONAL DE GENETIQUE
ET LES RECHERCHES SUR L'APOMIXIE EN 1978

Après le XIVème Congrès International de Génétique, la première constatation qui s'impose est qu'il y a encore - ou déjà - de nombreux généticiens travaillant sur l'apomixie, son induction, son hérédité, son évolution, ses possibilités de transfert et d'utilisation pratique en amélioration des plantes.

Encore, parce que les creusets traditionnels de recherches sur l'apomixie (Suède et Suisse notamment) subsistent, toujours aussi actifs,

Déjà, parce que les généticiens s'intéressent de plus en plus à l'utilisation de l'apomixie chez des plantes utiles, maïs, sorgho, betterave; Graminées fourragères.

Organisée à la dernière minute par PETROV, co-chairman de la session consacrée à l'apomixie au sein du Congrès, une table-ronde a réuni plus de trente spécialistes, européens pour la plupart. Les débats ont démontré le dynamisme de ce groupe de chercheurs, et surtout l'évolution considérable des idées au cours de ces dernières années. Les différents éléments discutés au cours de cette table-ronde, et les informations enregistrées tout au long de notre mission sont développés ci-dessous.

On peut, très schématiquement; envisager deux grandes périodes dans l'histoire des recherches sur l'apomixie. La première, avant les années 50, c'est l'époque de la découverte, de l'inventaire, mais aussi d'une certaine confusion due à la multiplicité des situations observées, confusion à laquelle l'ouvrage magistral de GUSTAFFSON (1946-47) surtout, et aussi la synthèse de STEBBINS (1950) mettent fin. On possède alors une vue claire des différents mécanismes biologiques et de leurs relations possibles pour la réalisation d'une reproduction asexuée.

La seconde période correspond à deux événements : d'une part le développement et l'utilisation des techniques de la taxonomie numérique qui s'avère être un outil de base indispensable pour une bonne compréhension systématique, dans des groupes très difficiles à appréhender pour le botaniste classique. D'autre part, la réalisation d'études de plus en plus nombreuses sur des plantes utiles délaissées jusqu'alors : les Graminées de la zone intertropicale, céréales et fourrages. Or il s'est avéré que là beaucoup plus que chez les petites dicotylédones de la zone tempérée, les complexes agamiques sont faciles à cerner et à étudier globalement.

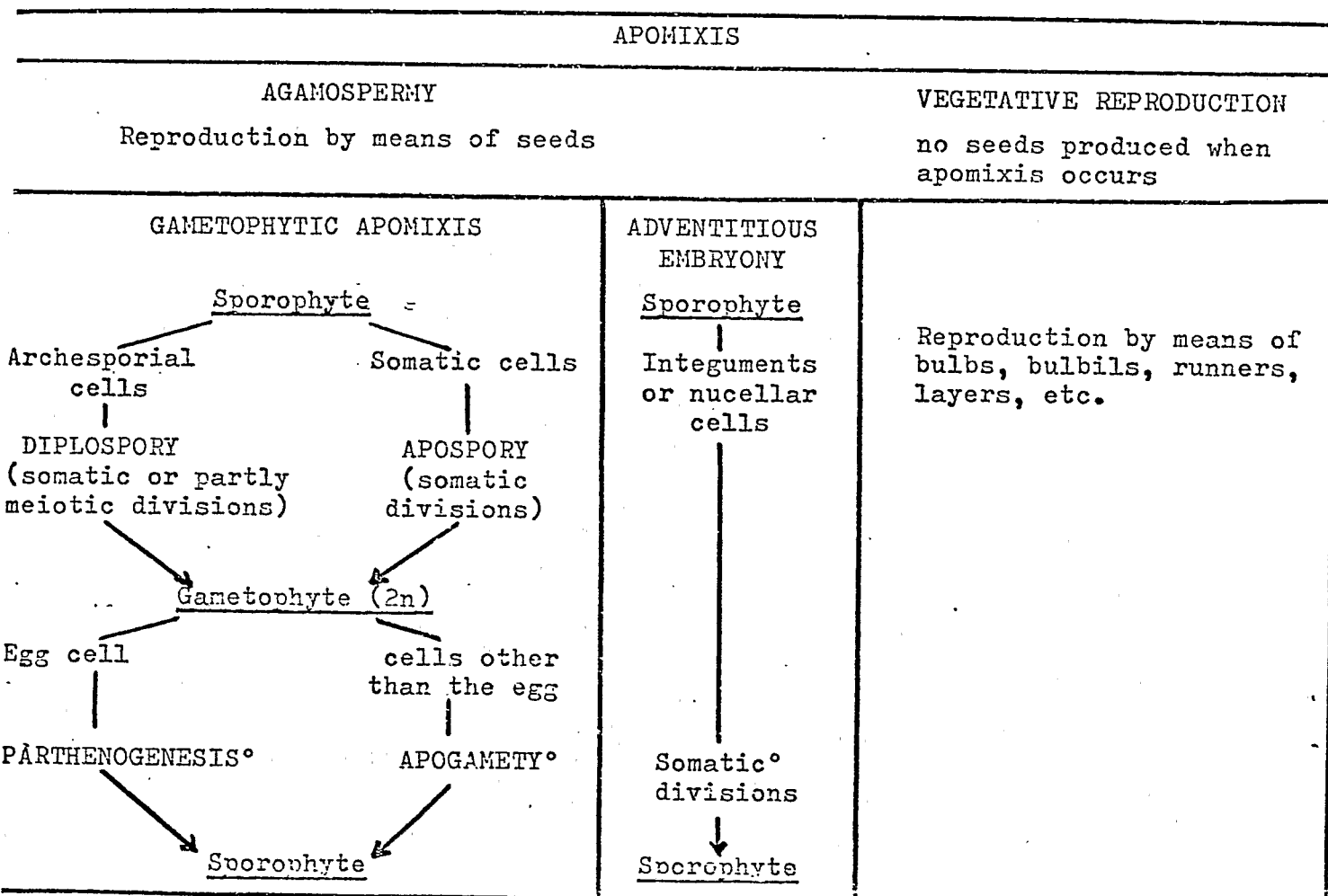
Cette classification en deux périodes est évidemment discutable, mais elle correspond bien à un point primordial : la compréhension (la "pénétrance") taxonomique préliminaire, de toute évidence clé - sauf cas fortuit - de la réussite des programmes entrepris.

Terminologie

C'est à GUSTAFFSON (1946), comme nous l'avons déjà souligné, que revient le mérite de la clarification. Il a proposé une terminologie relativement simple, qui s'est avérée suffisante par la suite et dont les spécialistes réunis au XIVème ICG ont confirmé une nouvelle fois l'adoption par tous. Les relations entre les différents processus

apomictiques sont montrées dans l'encadré suivant, établi d'après GUSTAFFSON et STEBBINS.

L'apomixie - tel que le mot est employé à présent - ne comprend plus les différents processus de multiplication végétative. Autrement dit, on a maintenant tendance à assimiler le terme d'apomixie à l'agamospermie du schéma.



° The processes at this level take place either autonomously or by pseudogamy, i.e., under the influence of pollen tubes or endosperm development.

▲ Chart showing the interrelationships of the processes of apomixis found in the higher plants. Modified from GUSTAFFSON 1946 (in STEBBINS 1950).

L'apomixie a deux composantes, le remplacement de la méiose par un processus qui conduit à une non-réduction : aposporie ou diplosporie. Et l'absence de fécondation de l'oosphère. S'y ajoute souvent le phénomène de pseudogamie : le spermatozoïde pénètre dans l'ovule, y joue un rôle initiateur, sans féconder l'oosphère. L'albumen quant à lui, est souvent le résultat de la fécondation du ou des noyaux polaires (ou noyaux secondaires) par le deuxième spermatozoïde.

Non-réduction gamétique, non-fécondation de l'oosphère avant développement, pseudogamie, sont ce que certains auteurs appellent, lorsqu'ils sont séparés (ou non successifs), des "éléments d'apomixie". On parle aussi de "tendance à l'apomixie" lorsque l'un de ces processus, la non-réduction gamétique le plus souvent, s'observe dans une descendance particulière.

L'apomixie rejoint ici ce qui semble être le processus de polyploïdisation le plus fréquent (HARLAN et DE WET 1975) et l'évolution des complexes polyploïdes libres de toute apomixie. Ce que certains désignent comme éléments d'apomixie sont en fait des éléments d'un processus purement sexué, et ce point, du fait notamment des erreurs qu'il peut entraîner, mérite d'être discuté.

Apomixie et "sexual polyploidization"

Il est vrai que l'apomixie commence par une non-réduction gamétique. Mais cette non-réduction n'est pas un signe suffisant d'apomixie en soi : apomixie = non-réduction + non-fécondation. Cette non-réduction peut être réalisée par - sans doute - toutes les plantes sexuées, lorsque celles-ci se trouvent placées dans des conditions particulièrement difficiles : l'hybridation avec une forme éloignée. Autrement dit, la non-réduction seule peut être considérée comme un processus purement sexué, qui serait le processus-clé de la polyploïdisation. C'est le processus

de "sexual polyploidization" proposé par MENDIBURU et PELOQUIN (1976). Et l'importance de ce processus pour l'évolution des complexes polyploïdes a été très bien illustré par HARLAN et DE WET (1975) puisque ces auteurs citent 68 genres chez lesquels on a déjà observé des hybrides issus de la fécondation de gamètes non-réduits. Parmi ceux-ci, il est intéressant de noter que les deux tiers ne possèdent aucune espèce ou race apomictique connue. Faut-il conclure de cela que toutes ces plantes sexuées évoluent vers un fonctionnement apomictique ? Peut-on parler de tendance à l'apomixie quand le processus de non-réduction est observé ? Certainement pas.

Les Graminées de la zone intertropicale apportent un élément intéressant dans cette discussion. Chez ces plantes, l'aposporie s'exprime notamment par la formation d'un sac embryonnaire d'un type différent du sac d'origine sexuée. Les sacs issus d'aposporie ont quatre noyaux: une oosphère, deux synergides et un unique noyau polaire. Les sacs issus du processus méiotique normal ont huit noyaux: une oosphère, deux synergides, deux noyaux polaires et trois antipodes (quelquefois plus). Ces Graminées constituent ce qu'on appelle des complexes agamiques: quelques formes diploïdes sexuées se trouvent en certains points de l'aire de répartition, au milieu d'une multitude de formes polyploïdes apomictiques. Or ces formes sexuées, même quand elles présentent expérimentalement (croisements avec des formes apomictiques éloignées) de fortes aptitudes à une production de gamètes non-réduits, ne possèdent toujours que des sacs à huit noyaux. Autrement dit, dans ces groupes, les gamètes non-réduits issus d'aposporie et les gamètes non-réduits qui sont à l'origine d'une "sexual polyploidization" ont des structures bien différenciées. De plus les sacs embryonnaires non-réduits à huit noyaux sont très régulièrement fécondés, aucun type maternel n'étant observé dans la descendance d'une plante dont tous les sacs embryonnaires sont de ce type.

De même le processus de parthénogénèse est-il souvent observé dans les descendance de croisements entre formes éloignées. Il est bien connu que l'hybridation interspécifique est un moyen d'obtenir des haploïdes. Mais ici encore le développement parthénogénétique d'un gamète réduit ne peut être considéré comme une "tendance à l'apomixie". C'est aussi une potentialité - sans doute - de toutes les plantes sexuées placées dans certaines conditions.

Non-réduction gamétique et parthénogénèse apparaissent comme des potentialités de plantes sexuées qui s'expriment comme des "portes de sortie", des "voies de rechange" quand le processus sexué normal ne peut être réalisé, du fait de la distance génétique entre les plantes mises en présence. Espérer récupérer de l'apomixie chez des plantes sexuées qui montrent, dans leurs descendance, un certain taux de non-réduction gamétique est parfaitement illusoire. C'est pourtant le but avoué du programme Lolium x Fétuque entrepris par une équipe de RDA représentée au Congrès par ZACHARIAS. Cinquante combinaisons différentes ont été réalisées, avec production de plus de deux mille hybrides. La non-réduction observée dans certaines d'entre elles est considérée par ces chercheurs comme "la première étape sur la voie de l'apomixie".

La notion d'apomixie est indissociable de l'homogénéité de la descendance. Quand cette homogénéité est totale, on parle d'apomixie obligatoire. Si un certain taux de sexualité subsiste, on parle d'apomixie facultative.

Techniques

Les chercheurs qui étudient les Graminées fourragères de la zone intertropicale sont considérés comme des privilégiés. Le dimorphisme des sacs embryonnaires, suivant leur origine sexuée ou aposporique, permet d'utiliser facilement la cytologie, comme principal outil de screening. La plupart des chercheurs américains ont utilisé la technique du squash au carmin acétique présentée pour la première fois

par l'équipe de HARLAN. L'autre technique possible, qui est encore plus rapide, en celle utilisée en Côte d'Ivoire sur Panicum (et reprise ensuite aux USA par HANNA), technique qui fait appel au contraste de phase, sans coupe ni écrasement.

En dehors des Graminées de la zone intertropicale, l'usage de la cytologie est beaucoup plus délicat. De très nombreuses études ont été réalisées pour préciser la nature aposporique ou diplosporique de tel ou tel sac embryonnaire, avec la technique classique d'inclusion. D'après ASKER - et c'est un point intéressant à noter - il n'est pas toujours facile de déterminer l'origine de la cellule qui se développe, après mitoses, en sac embryonnaire. Autrement dit, il subsiste souvent un doute sur la nature de ce sac. Ceci peut expliquer peut-être que l'espèce Eragrostis curvula ait été décrite par les américains comme diplosporique, alors qu'elle possède des sacs à quatre noyaux, ce qui est - à notre connaissance - une caractéristique spécifique de l'aposporie.

Au chapitre des techniques cytologiques, il faut mentionner celle de SOLNTZEVA. Après macération des tissus dans une solution enzymatique (provenant d'estomacs de serpents !) et centrifugation, les sacs embryonnaires sont séparés des tissus somatiques. Suit un Feulgen puis une coloration qui permettent de très bien suivre les spermatozoïdes : il y a fusion au niveau de l'albumen, mais pas au niveau de l'oosphère. Cette technique donne des résultats d'une excellente qualité, mais c'est évidemment trop compliqué pour permettre une analyse génétique sur un nombre d'individus suffisant.

L'analyse des descendance donc. Mais c'est encore un frein considérable aux études génétiques. On ne peut là non plus déterminer la nature sexuée ou apomictique que d'un très petit nombre de plantes. D'où l'intérêt des techniques

d'electrophorèse, pour tester l'homogénéité ou l'hétérogénéité de descendances à un stade très précoce, quelques jours après la mise en germination. Ces techniques sont encore très peu utilisées dans ce but, mais les chercheurs concernés par des plantes diplosporiques (ou aposporiques quand il ne s'agit pas des Graminées intertropicales) ont tous manifesté un grand intérêt pour les recettes déjà utilisées dans certains laboratoires.

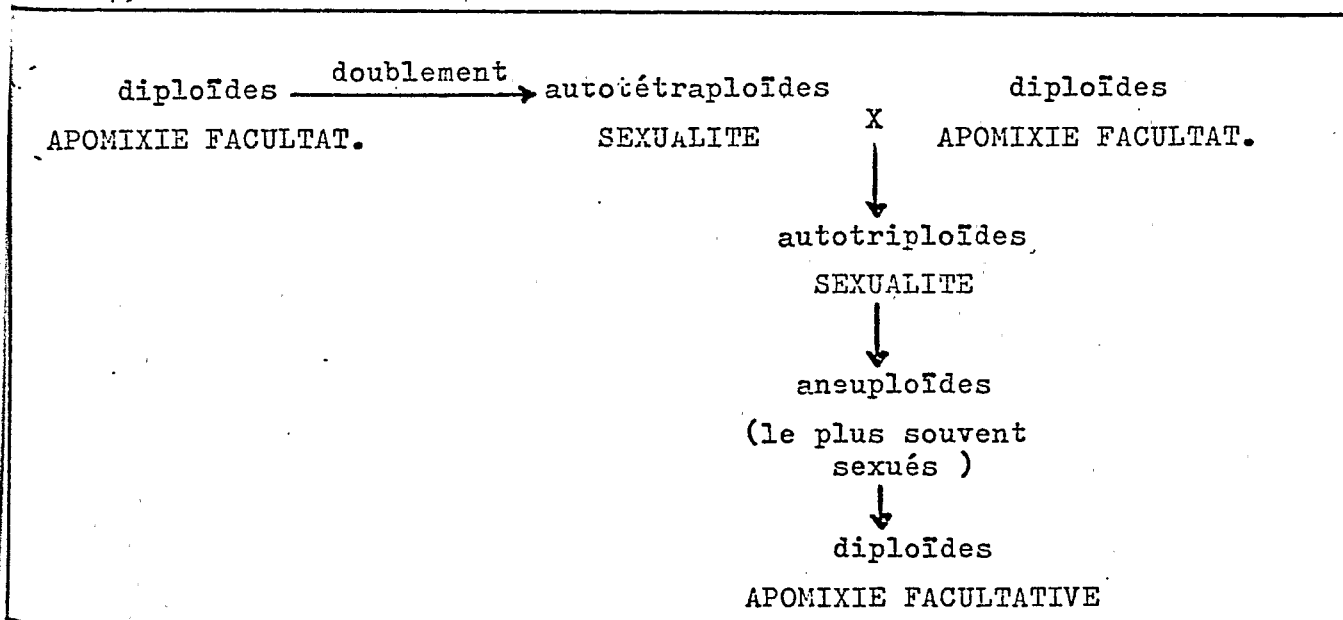
Relations entre espèces et évolution

Beaucoup s'interrogent encore sur l'origine du polymorphisme observé chez les plantes apomictiques. Mais très généralement, ces chercheurs travaillent sur des groupes mal connus taxonomiquement.

HARLAN (1965) a très bien montré l'importance du préliminaire taxonomique pour l'étude d'un groupe végétal aux fins d'amélioration génétique. C'est sans doute dans les complexes agamiques que ce besoin apparait comme le plus évident, car ici plus qu'ailleurs la systématique classique a rencontré des difficultés. Séparées par leurs modes de reproduction asexués, deux espèces peuvent être parfaitement compatibles entre elles : la découverte de la sexualité chez l'une d'elles permet de réaliser des croisements et d'obtenir des hybrides interspécifiques fertiles. Les deux espèces Panicum maximum et P. infestum sont un exemple de ce genre de situation. On s'aperçoit ainsi qu'un complexe agamique peut être monospécifique (exemple: Ranunculus auricomus), plurispécifique (exemple: Panicum) et même plurigénérique (exemple: Bothriochloa-Dichanthium).

Le polymorphisme observé chez un grand nombre d'espèces apomictiques ne peut s'expliquer autrement que par recombinaison. Et donc par l'existence d'une certaine sexualité résiduelle quelque part dans le complexe. En partant de cette idée, la sexualité a pu être retrouvée chez un certain nombre de Graminées de la zone intertropicale.

L'étude des relations entre les espèces ou races à l'intérieur d'un complexe agamique permet de mettre en évidence l'importance de certains processus évolutifs, dont la polyploïdisation et l'haploïdisation. Bien que STEBBINS (1971) minimise leur rôle, les cycles diploïde -tétraploïde-dihaploïde (=diploïde) qui en résultent semblent bien être un facteur essentiel de l'entretien de la variabilité et de l'évolution de ces complexes polyploïdes. Mis en évidence par DE WET (1968) pour le complexe Bothriochloa-Dichanthium, ces cycles semblent jouer également un rôle très important chez Panicum. ASKER a présenté au Congrès un cycle réalisé expérimentalement, qui pourrait d'après lui, être efficient dans les populations naturelles (voir ci-dessous). Les relations entre niveaux de ploïdie et modes de reproduction sont ici différentes de celles qui existent dans les exemples mentionnés plus haut : l'apomixie peut en effet s'exprimer au niveau diploïde.



Cycle diploïde-tétraploïde-diploïde chez Potentilla argentea, d'après ASKER (communication XIV ICG)

Déterminisme génétique de l'apomixie

Si l'on réexamine les analyses qui ont servi à l'argumentation de GUSTAFFSON (1946-47) puis de STEBBINS (1950) pour affirmer l'existence d'un déterminisme génétique complexe de l'apomixie gamétophytique, on note deux faits remarquables. Le premier, c'est la faiblesse du support systématique. Bien sûr, il est extrêmement difficile, quand on s'intéresse à une petite Rosacée ou une petite Composée de la zone tempérée, de prétendre appréhender l'ensemble de son complexe, l'ensemble de sa variabilité. Et à l'inverse, sur la seule base de la systématique classique, il semble également très difficile de ne pas mélanger des choses qui appartiennent à des complexes distincts. STEBBINS (1950), à propos du très vaste genre Poa et des études réalisées par les suédois dans ce groupe, envisageait lui-même une telle hypothèse.

Le second fait important - le plus évident aussi - c'est que non seulement on faisait des hybridations entre espèces dont ignorait souvent le véritable degré de parenté génétique, mais en plus on utilisait généralement un parent femelle sexué et un parent mâle apomictique ayant des nombres chromosomiques (niveaux de ploïdie) différents. Un certain nombre d'études ont montré depuis l'importance de ces niveaux de ploïdie. Même dans le cas, apparemment simple, du Panicum, le niveau de ploïdie joue un rôle déterminant pour l'expression du caractère mode de reproduction. A noter que c'est justement en étudiant une petite Rosacée (Potentilla) que MUNTZING (1958) a, le premier, signalé l'importance de ce phénomène.

Si, à l'issue d'hybridations expérimentales complexes, entre plantes sexuées et apomictiques qui ont le plus souvent des niveaux de ploïdie différents, aucun résultat simple ne se dégage, peut-on raisonnablement avancer une hypothèse quant à la nature du déterminisme génétique des modes de reproduction ?

Si l'on fait le tour des résultats publiés - à notre connaissance - depuis 1960, on s'explique le revirement général manifesté au cours du XIVème ICG :

- Paspalum notatum, Graminée, publication de BURTON et FORBES (1960), 2 gènes,
- Complexe Bothriochloa-Dichanthium, Graminée, publication de l'équipe HARLAN-DE WET (1964), 2 gènes,
- Cenchrus ciliaris, Graminée, publications de l'équipe de BASHAW (1966, 1969), 2 gènes,
- Eragrostis curvula, Graminée, publication de l'équipe de BASHAW (1972), 2 gènes,
- Potentilla argentea, Rosacée, publications de ASKER (1970-76), déterminisme complexe,
- Panicum maximum, Graminée, communication XIV ICG de SAVIDAN, un gène,
- Ranunculus auricomus, Renonculacées, communication XIV ICG de NOGLER, un gène,
- Tripsacum dactyloides, Graminée, communication XIV ICG de PETROV, deux gènes.

De cette liste, on pourrait sans doute tirer la conclusion que les Graminées intertropicales, qui se regroupent dans la sous-famille des Panicoidées, font peut-être exception à la règle de STEBBINS, le déterminisme complexe. Cette exception peut n'en être pas une, les résultats de NOGLER sont là pour le laisser présumer. Et les complexes agamiques de ces Graminées, nous l'avons déjà souligné, sont beaucoup plus facile à cerner que ceux qui existent chez les Dicotylédones.

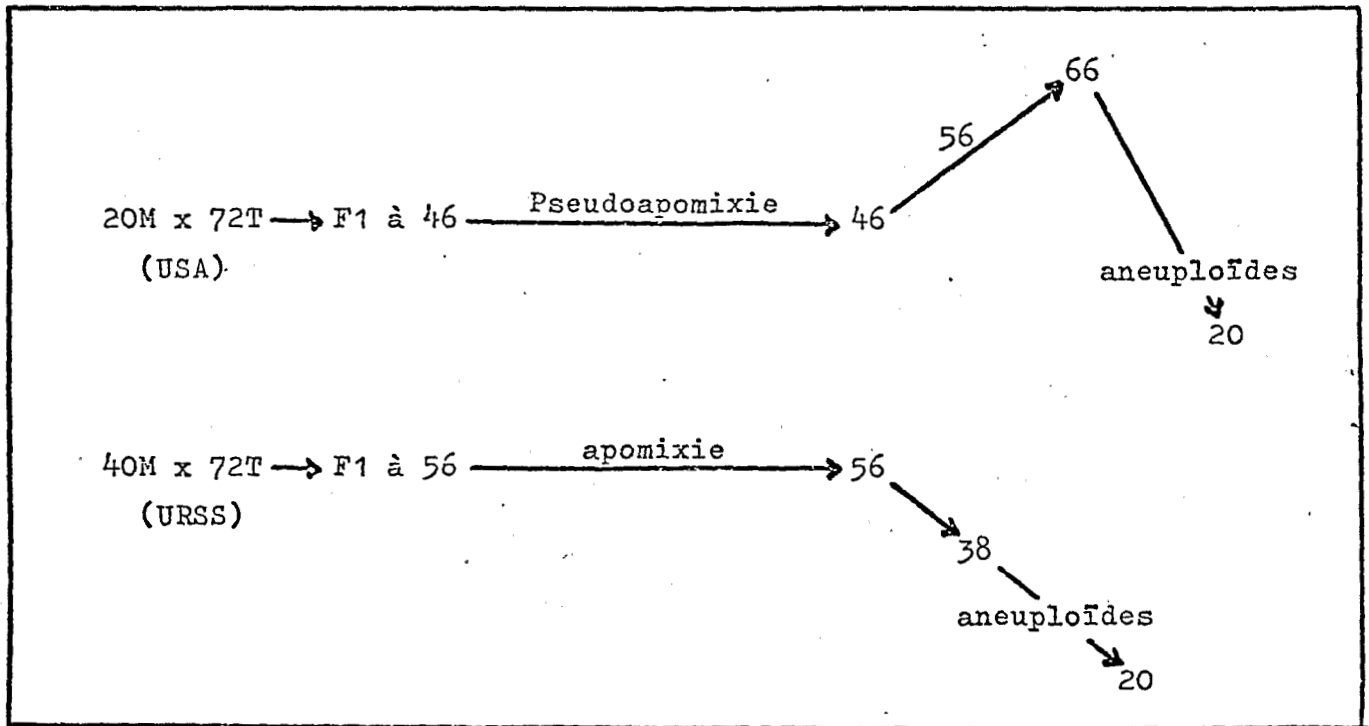
Le fait important, à notre sens, c'est que la quasi-totalité des plantes utiles pour l'alimentation de l'homme qui possèdent des formes apomictiques ou des apparentées apomictiques sont précisément des Graminées de la sous-famille des Panicoidées : plantes fourragères et céréales - maïs, mil, sorgho. Tous les résultats acquis chez ces plantes doivent donc conduire à faire de ce mode de reproduction l'un des grands sujets de recherches dans le domaine de l'amélioration des plantes. Qu'en est-il ?

L'utilisation pratique de l'apomixie. Chez les Graminées fourragères intertropicales, les formes sexuées et apomictiques appartiennent à un même pool génique. Il n'y a pas de véritable barrière aux échanges géniques, d'une forme à l'autre, d'un niveau de ploïdie à un autre. Ou du moins on sait les surmonter facilement.

Ceci explique le succès des schémas d'amélioration qui ont été réalisés chez ces plantes (voir SAVIDAN 1978a et la communication XIV ICG de CHAUME).

Mais le grand centre d'intérêt du XIVème ICG sur le plan de l'utilisation de l'apomixie, a résidé dans la présentation des deux programmes, soviétique et américain, d'hybridations maïs-Tripsacum.

La figure suivante illustre les deux voies suivies.



Le processus de pseudoapomixie de la voie américaine est réalisé au cours d'une série de générations de back-crosses. A chaque fois, les dix chromosomes du maïs sont perdus et remplacés par dix nouveaux. D'où le maintien du nombre chromosomique. Jusqu'à une certaine stabilisation,

à partir de laquelle les backcrosses, par fonctionnement de gamètes non-réduits, conduisent à une augmentation du niveau de ploïdie. Dans la voie soviétique, l'hybride à 56 chromosomes se reproduit par apomixie vraie pendant de nombreuses générations jusqu'à ce qu'un backcross, utilisant sans doute un faible taux de sexualité résiduelle, conduise à des hybrides à 38 (28 + 10) eux-mêmes apomictiques.

Le transfert de l'apomixie n'est pas le but premier du programme américain. HARLAN souligne que la recherche de résistances diverses chez le Tripsacum est aussi un point intéressant. Dans son schéma, il y a possibilité de recombinaison semble-t-il à tous les niveaux, entre chromosomes des deux espèces : à 46, les chromosomes de maïs n'ont pas d'homologues pour s'apparier, au contraire de ce qui se produit dans les nombreuses générations à 56 des soviétiques. Ultérieurement, il n'est pas fait état d'apomixie aux niveaux 56, 66 (et plus) par HARLAN. Le schéma est un schéma général de transfert. Il se compliquerait certainement si le caractère à transférer était l'apomixie. Les produits obtenus par HARLAN (publications de 1977) en fin de parcours, et qui ont retrouvé le niveau chromosomique du maïs (20) ressemblent beaucoup à du maïs. Les produits soviétiques équivalents sont beaucoup plus Tripsacoides.

Au crédit de l'équipe de HARLAN, il faut considérer la base génétique de départ. Il existe, on le sait maintenant, des lignées de Tripsacum qui sont plus que d'autres, compatibles avec le maïs. Et l'analyse de cette variabilité d'ensemble a aussi permis de mettre en évidence l'existence de sacs embryonnaires à quatre noyaux (donc de type aposporique ?) alors qu'on ne connaissait jusqu'ici que des lignées apomictiques de type diplosporiques avec des sacs embryonnaires non différents des sexués.

De son côté, l'équipe soviétique n'a utilisé qu'une seule lignée de Tripsacum. Et un maïs tétraploïde parce que les produits à 46 ont des caractéristiques de floraison qui ne permettent pas leur utilisation dans des croisements ultérieurs dans les conditions écologiques de la région de Novosibirsk où ils travaillent. A noter cependant que dans ce matériel à 46, le même phénomène de pseudoapomixie a pu être observé par ces chercheurs.

L'impression générale, qui ressort des discussions de Moscou, et de notre visite en Sibérie, est que les programmes en cours ne conduiront pas à la production d'un maïs diploïde apomictique à court ou moyen terme. Du côté russe, parce que les conditions environnementales sont trop défavorables et que la base génétique de départ est trop restreinte. Du côté américain, parce que même si les conditions paraissent légèrement plus favorables (les croisements se réalisent en Floride), et la base génétique sérieuse, le but poursuivi n'est visiblement pas la production d'une plante apomictique commercialisable. L'apomixie intéresse certainement davantage les pays en voie de développement que ceux dont la production grainière est aux mains d'intérêts privés puissants. L'origine géographique des espèces concernées est un deuxième argument en faveur d'une étude du problème à l'intérieur même de la zone intertropicale.

Autres céréales de cette zone géographique : les sorghos et les mils. BASHAW a été le grand absent de ces discussions de Moscou sur l'apomixie. Il possède quatre lignées de sorgho ayant de 10 à 40% d'aposporie (communication personnelle du 21.06.78). Ces lignées ont été croisées entre elles de toutes les façons possibles et les descendances étudiées jusqu'en F2. Aucune augmentation du taux d'apomixie n'a pu être observée dans les hybrides ou leurs descendants.

Chez le mil, rien n'a semble-t'il été fait jusqu'ici. Or le Pennisetum purpureum est connu pour être une espèce aposporique (BROWN et EMERY 1958) avec des sacs embryonnaires à quatre noyaux. Et cette espèce est compatible avec les mils cultivés.

Références

- ASKER S., 1970. Apomixis and sexuality in the Potentilla argentea complex. I. Crosses with other species. *Hereditas*, 66: 127-144.
- ASKER S., 1970. Apomixis and sexuality in the Potentilla argentea complex. II. Crosses within the complex. *Ibid*, 66: 189-204.
- ASKER S., 1976. Apomixis and sexuality in diploid and trisomic Potentilla argentea L. *Ibid*, 83: 35-38.
- BROWN W.V. et EMERY W.H.P., 1958. Apomixis in the Gramineae : Panicoideae. *Amer.J.Bot.*, 45: 253-263.
- BURTON G.W. et FORBES I., 1960. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahia grass (Paspalum notatum Flugge). in Proc.VIIIth Int.Grassl.Congr.:66-71.
- DE WET J.M.J., 1968. Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in Dichanthium agamospecies. *Evolution*, 22: 394-397.
- GUSTAFFSON A., 1946-47. Apomixis in higher plants. *Lunds Univ.Arsskr.NF Adv.2*, 42(3): 1-66, 43(2): 71-178 et 43(2): 183-370.
- HARLAN J.R., 1965. The use of apomixis in the improvement of tropical and subtropical grasses. in Proc.IXth Int.Grassl.Congr.: 191-193.
- HARLAN J.R., BROOKS M.H., BORGAONKAR D.S. et DE WET J.M.J., 1964. Nature and inheritance of apomixis in Bothriochloa and Dichanthium. *Bot.Gaz.*, 125: 41-46.
- HARLAN J.R. et DE WET J.M.J., 1975. On ö Winge and a prayer : the origins of polyploidy. *Bot.Rev.*, 41: 361-390.
- MENDIBURU A.O. et PELOQUIN S.J., 1976. Sexual polyploidization and depolyploidization : some terminology and definitions. *Theor. Appl.Genet.*, 48: 137-143.
- MUNTZING A., 1958. The balance between sexual and apomictic reproduction in some hybrids of Potentilla. *Hereditas*, 44: 145-160.
- READ J.C. et BASHAW E.C., 1969. Cytotaxonomic relationship and the role of apomixis in speciation in Buffelgrass and birdwoodgrass. *Crop Sci.*, 9: 805-806.
- SAVIDAN Y., 1978. L'apomixie gamétophytique chez les Graminées et son utilisation en amélioration des plantes. *Ann.Amélior.Plantes*, 28(1): 1-9.
- STALKER H.T., HARLAN J.R. et DE WET J.M.J., 1977. Cytology and morphology of maize-Tripsacum introgression. *Crop Sci.*, 17: 745-748.
- STALKER H.T., HARLAN J.R. et DE WET J.M.J., 1977. Observations on introgression of Tripsacum into maize. *Amer.J.Bot.*, 64: 1162-69.
- STEBBINS G.L., 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Univ.Press.
- STEBBINS G.L., 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Ed.Arnold Publ.
- TALIAFERRO C.M. et BASHAW E.C., 1966. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, Pennisetum ciliare. *Crop Sci.*, 6: 473-476.
- VOIGT P.W. et BASHAW E.C., 1972. Apomixis and sexuality in Eragrostis curvula. *Crop Sci.*, 12: 843-847.