

# LE TRITICALE : PREMIÈRE CÉRÉALE CRÉÉE PAR L'HOMME

YVONNE ET ANDRÉ CAUDERON

*L'histoire du triticale est instructive à de multiples titres.  
Elle met en évidence la complémentarité entre le chercheur et le praticien, entre le laboratoire  
et le terrain, entre la recherche et l'application, pour faire progresser science et technique.  
Elle illustre le rôle de la biodiversité, dans l'amélioration des plantes comme dans l'évolution du monde  
vivant. Elle montre les limites de la planification de la recherche.*

Le triticale, qui résulte d'hybridations associant le blé et le seigle, est de création récente.

Dans les régions où ces deux céréales étaient cultivées côte à côte ou en mélange ("méteil"), on a remarqué depuis longtemps l'apparition de rares plantes visiblement issues de la pollinisation accidentelle d'une espèce par l'autre. Ces hybrides de première génération (F1) sont stériles.

C'est dans la deuxième moitié du XIX<sup>e</sup> siècle que biologistes et sélectionneurs commencent à croiser blé tendre et seigle. La première publication décrivant la réussite expérimentale de cette hybridation date de 1876. Elle est due au botaniste écossais Wilson qui ne fait état d'aucun objectif agronomique et explicite simplement son souci de comprendre les mécanismes de la stérilité des F1 (Wilson, 1876).

On n'en savait alors guère plus que ce qui figure dans le traité de botanique de Lamarck continué par Poiret (1813) :

« Hybrides : on donne ce nom à des plantes produites par le concours de deux espèces différentes [...]. Ce phénomène a lieu lorsque la poussière ou le pollen des étamines d'une espèce vient à féconder le pistil d'une autre espèce : il en résulte une plante particulière, une sorte de mulet végétal, qui tient de la nature des deux individus qui l'ont produite [...]. Les plantes hybrides ne peuvent que rarement être élevées au rang des espèces constantes et immuables, soit par leur défaut d'aptitude à se reproduire, soit parce qu'elles se dégradent dans les générations suivantes [...]. Au reste, l'industrie humaine a produit

tant de merveilles [...] que ces essais ingénieux [...] peuvent un jour donner lieu à des découvertes importantes. »

En fait, les premiers hybrideurs rêvaient probablement, même quand ils ne le proclamaient pas, de créer un nouveau type de plante qui associerait au rendement et aux qualités de panification du blé tendre, céréale noble, l'extrême rusticité qui permet au seigle de s'accommoder du froid, de la neige, de l'humidité, de l'acidité des sols, etc. Depuis des siècles, les paysans cultivaient blé et seigle en mélange ; ils prenaient ainsi une sorte d'assurance contre les aléas de production liés aux insuffisances de leurs moyens techniques et aux irrégularités du climat. L'apparition d'hybrides F1 donnait l'idée d'une autre stratégie d'association, celle-là génétique, que des esprits imaginatifs pouvaient considérer comme idéale... mais qui relevait encore du rêve. Car à côté de ces hybrides F1 mystérieusement stériles ou instables, les espèces cultivées traditionnelles comme le blé ou le seigle, modèles de fertilité, de stabilité, de fiabilité, constituaient réellement un trésor : on comprend que des végétaux aussi originaux et aussi précieux aient été longtemps considérés comme un présent des dieux.

## UN PATRIMOINE TRÈS ANCIEN : LES ESPÈCES CULTIVÉES

Nos céréales sortent de la préhistoire (Harlan, 1987). Les blés ont été domestiqués il y a quelques millénaires, au Proche-Orient, dans la zone du "Croissant fertile". On admet

que l'application des pratiques élémentaires de la culture à des populations végétales sauvages, toujours hétérogènes, a mis en jeu une sélection souvent involontaire : le semis à la bonne saison, dans un sol préparé à cet effet, donne un avantage aux graines aptes à germer immédiatement ; la récolte en une fois retient électivement les plantes dont tous les épis mûrissent en même temps et ne s'égrènent pas spontanément dès la maturité. Ces mêmes caractères sont fortement contre-sélectionnés à l'état sauvage, où le décalage de développement entre épis, la dispersion maximale des graines et l'étalement de la germination représentent des garanties contre l'élimination totale de la descendance d'une plante.

En fait, l'agriculture a donné aux végétaux une "sécurité de reproduction" qui a modifié les conditions de la sélection naturelle et entraîné une déviation génétique : chez les céréales cultivées, on constate effectivement une maturité simultanée, l'absence d'égrenage naturel et une germination générale dès le semis. *L'expérience montre que ces déviations ne relèvent généralement que d'un faible nombre de gènes* (Pernès, 1983). En dépit de son importance pour les hommes, la domestication, très récente à l'échelle de l'évolution, met donc en jeu des changements génétiques souvent mineurs : ce que confirme la facilité d'hybridation entre les formes sauvages et les formes cultivées les plus modernes de la même espèce, ainsi que la fertilité de ces hybrides. Dans la plupart des cas, les types cultivés ont conservé les grandes caractéristiques biologiques – notamment le nombre et la structure

des chromosomes – que la nature a données depuis longtemps à l'espèce sauvage dont ils dérivent.

Ainsi, les formes domestiques bénéficient de l'essentiel des caractères de vigueur, de fertilité et d'adaptation qui résultent de la pression de la sélection naturelle au cours d'une très longue évolution à l'état sauvage dans une compétition très dure. De plus, durant quelques millénaires d'agriculture, nos ancêtres se sont intéressés à de nombreuses espèces et n'ont retenu, parmi les plus utiles, que les plus aptes à être domestiquées ; enfin, à l'intérieur de ces dernières, les types cultivés ont évolué en fonction de contraintes diverses : ils ont été ajustés au climat local, ainsi qu'aux techniques disponibles de production et d'utilisation des récoltes. La durée et la sévérité de ces épreuves, et non pas la science récemment mise en jeu, donnent à cette accumulation d'ajustements une valeur exceptionnelle : les plantes cultivées représentent effectivement un incomparable trésor de continuité, indispensable à notre survie. Jusqu'à maintenant, l'homme les a fait évoluer dans le cadre donné par la nature : l'espèce, unité de reproduction.

Le triticale sort de ce cadre naturel. Produit de la science, il représente une rupture ; il possède une structure génétique artificielle qui a été progressivement bâtie, comprise et perfectionnée au prix d'un effort international de recherche qui a débuté il y a près d'un siècle. *Pour la première fois, on a créé une espèce qui risque d'acquiescer une grande importance économique*, en compétition avec les céréales classiques (Muntzing, 1979).

### **PREMIER OBSTACLE : LA STÉRILITÉ DES HYBRIDES ENTRE ESPÈCES**

Tout à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, les notions de gènes et de chromosomes commençaient à se dégager indépendamment l'une de l'autre ; la théorie chromosomique de l'hérédité n'était pas bien établie, et la nature des différences entre espèces était obscure. Botanistes et sélectionneurs constataient la stérilité des F1 blé × seigle ; chez des végétaux annuels dont on recherchait le grain, c'était évidemment le premier obstacle à l'étude comme à l'utilisation de ces hybrides curieux, parfois remarquables par leur vigueur.

#### **Homologie des chromosomes et fertilité**

À l'époque, on ignorait que la stérilité des F1 blé × seigle tient principalement à la disparité en nombre et surtout en nature des stocks chromosomiques des parents. Ce manque d'homologie entre les  $n$  chromosomes apportés par le blé et les  $n'$  chromosomes apportés par le seigle perturbe la méiose<sup>1</sup> ; il empêche la formation des cellules reproductrices (gamètes) : d'où la stérilité des F1, qui assure la séparation des deux espèces et donc leur évolution indépendante.

Cela dit, certains hybrides blé × seigle produisent fortuitement de très rares grains, qui donnent des plantes ressemblant à des blés. On a démontré que ces grains résultent de la fécondation de gamètes femelles "non-réduits" (possédant la totalité des chromosomes de la F1, soit  $n+n'$ ) par du pollen de

1. Méiose : succession de deux divisions cellulaires conduisant normalement à la formation de gamètes par réduction de moitié du nombre des chromosomes.

blé n. Chez ces plantes, les n' chromosomes du seigle, faute de partenaire, sont éliminés à la méiose : en gros, il y a retour au blé  $2n$  – ce que Lamarck appelait “dégradation”.

### La création d'amphiploïdes : le triticale

Il arrive aussi, encore plus rarement, qu'une plante F1 blé  $\times$  seigle porte des épis fertiles produisant quelques grains, et que sa descendance lui ressemble, donnant ainsi naissance à un type vraiment nouveau. Un très petit nombre d'“hybrides fertiles et stables” sont ainsi apparus, dont le premier a été observé par le sélectionneur allemand Rimpau en 1891. C'est seulement entre 1930 et 1935 qu'on étudie les chromosomes de ces lignées ; on constate que les cellules possèdent la totalité des chromosomes de chacun des parents ( $2n + 2n'$ ), et sont capables de réaliser la méiose parce que chaque chromosome a retrouvé un partenaire homologue : le doublement du nombre de chromosomes a rétabli la fertilité, donnant ainsi naissance à une forme nouvelle qui représente l'addition totale de ses deux parents. Cette sorte d'“hybride fixe” est appelé amphiploïde : l'amphiploïde blé  $\times$  seigle a reçu le nom de triticale, contraction de *Triticum* et *Secale*.

Le premier triticale obtenu constituait l'amorce d'une nouvelle espèce ; mais ce prototype brut, qui n'avait subi aucun des innombrables ajustements de détail qui permettent d'équilibrer une construction nouvelle, ne représentait pas un succès agricole : les rendements en grain étaient très inférieurs à ceux des deux espèces parentes. Certes, on avait levé un obstacle en rétablissant la fertilité ; mais il restait à donner au triticale une diversité comparable à celle que possèdent les espèces que nous offre la nature.

### DEUXIÈME PROBLÈME : ACCROÎTRE LA DIVERSITÉ DES AMPHIPLOÏDES

En effet, à l'état sauvage comme à l'état cultivé, la compétition entre espèces est à la fois permanente et changeante ; seules subsistent celles qui font preuve d'une grande

capacité d'adaptation, liée à la richesse de leurs propres “ressources génétiques”. Une combinaison amphiploïde nouvelle n'est pas réellement une espèce tant que sa diversité ne dépasse pas un seuil critique.

### Création et combinaison de nouveaux amphiploïdes

En 1937, on découvre simultanément en France et aux États-Unis qu'un alcaloïde, la colchicine, permet de provoquer artificiellement le doublement chromosomique. A partir de ce moment, on double systématiquement les hybrides F1 blé tendre  $\times$  seigle, et le nombre de lignées de triticales s'accroît. On croise ces lignées entre elles, et l'on sélectionne dans les descendance des formes agromonomiquement plus satisfaisantes, résultant de recombinaison de gènes. Cette méthode, qui est à la base de l'amélioration des blés depuis les travaux des Vilmorin, est efficace. Mais en dépit de progrès réels en matière de fertilité et de stabilité, les meilleurs triticales des années quarante, créés en Suède (Muntzing), en Allemagne, en Suisse (Oehler), en Russie, en Amérique du Nord, etc., sont encore un peu moins productifs que les blés et les seigles de l'époque : d'une part, la fertilité n'est pas parfaite ; d'autre part, les grains ont un aspect ridé comme si la migration des réserves des feuilles vers l'albumen était incomplète, et l'on parle d'“échouage”, par analogie avec le phénomène constaté chez le blé soumis à un coup de chaleur exceptionnel avant la maturité. Mais, ici, le climat n'est pas en cause.

Dans le monde entier, un petit nombre de chercheurs continuent à travailler sur cette céréale “nouvelle” qui a déjà un demi-siècle, dont ils persistent à penser qu'elle peut apporter, un jour, un progrès dans les terres pauvres et sous des climats marginaux ; la réalité n'est pas encore à la hauteur de ces espérances et les agriculteurs, avec raison, ne s'engagent pas – pas plus d'ailleurs que les entreprises de sélection. L'amphiploïde issu de l'addition du blé tendre et du seigle a désormais le statut d'une espèce nouvelle et l'on élargit progressivement sa diversité génétique, facteur essentiel d'adaptation, en croisant d'autres variétés de blé avec d'autres variétés

de seigle. Ce faisant, on découvre entre les blés des différences d'aptitude au croisement avec le seigle : deux gènes dominants protègent les blés européens de la “pollution” par le seigle, alors que des blés chinois se croisent aisément. Cette particularité, analysée dès les années quarante par Lein, facilite l'obtention de nouveaux triticales.

En France, entre 1958 et 1966, plusieurs dizaines de triticales originaux ont été créés à la station INRA de Clermont-Ferrand à partir de croisement entre des blés tendres intensifs, courts et précoces, d'origine très diverses, et des lignées “consanguines” de seigle. L'un de ces triticales, le n° 204, issu du blé tendre Frontana  $\times$  Étoile de Choisy n° 28 et d'une lignée de seigle tirée de Petkus, sera l'un des parents de Clercal.

### Génomes de base et structure des espèces : triticales octoploïdes et hexaploïdes

On progressait également dans la connaissance des blés ; en 1919, on découvre que trois groupes déjà reconnus par les botanistes, blé “engrain”, blé dur et blé tendre, ont respectivement  $2n = 14, 28$  et  $42$  chromosomes.

Entre 1920 et 1950, on dégage progressivement les notions d'espèce diploïde, de génome de base et de polyploïdie (figure 1).

Le génome de base est une unité de fonction : c'est le groupe minimal de chromosomes qui permet à une plante de vivre. Chez les blés et les seigles, les génomes sont des ensembles de 7 chromosomes : une espèce diploïde porte un seul génome dans sa phase haploïde (et notamment les gamètes) et deux fois ce génome, soit  $2n = 14$  chromosomes, dans ses autres cellules. On désigne chaque type de génome par une lettre. Le seigle cultivé est diploïde (RR) ; le blé tendre est hexaploïde (AA BB DD) et il apparaît formé par hybridation et doublement chromosomique à partir de trois espèces diploïdes apportant respectivement les génomes A, B et D. Ainsi la création du triticale additionnant blé tendre et seigle (octoploïde AA BB DD RR,  $2n = 56$ ) reproduit un des processus naturels de formation d'espèces.

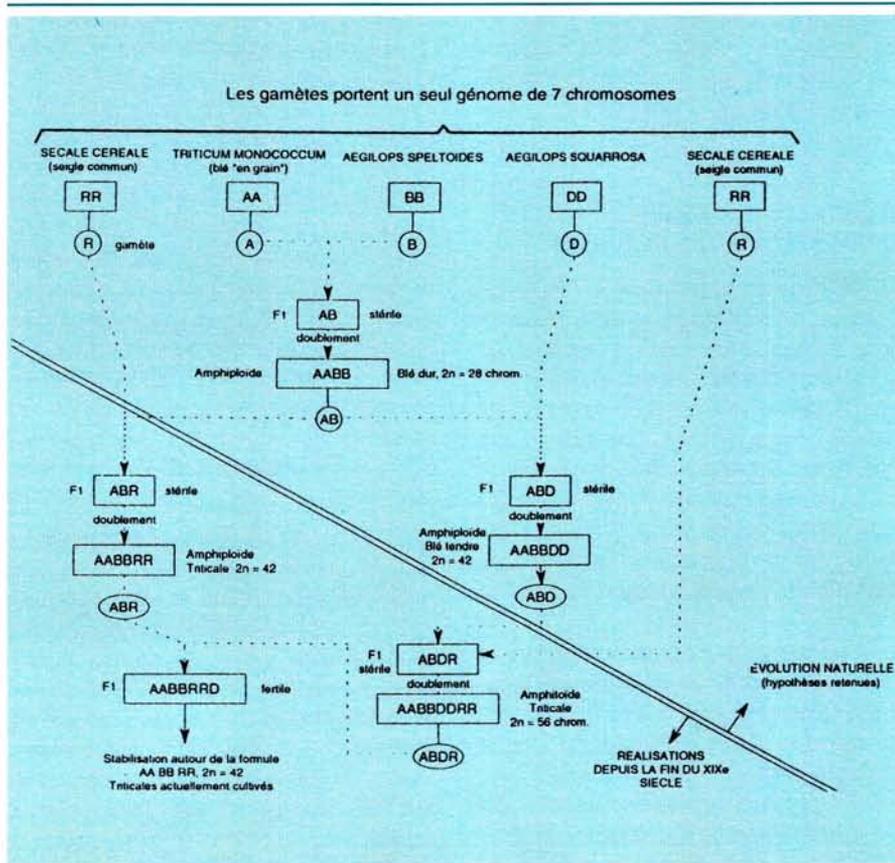


Figure 1 : Espèces diploïdes de base

Origine et évolution des triticales à partir de 4 espèces diploïdes de base apportant chacune un génome, représenté par une lettre.

Dans les rectangles, formules génomiques des cellules somatiques ; dans les cercles, formules des gamètes (cellules reproductrices) ; les lignes pointillées figurent les hybridations.

Le doublement du nombre de chromosomes a donné des amphiploïdes fertiles à partir de F1 stériles.

On imagine la somme de réflexions et d'expériences qui sont à la base de cette reconstitution des voies de l'apparition des espèces et donc de leur apparentement.

Après avoir travaillé longtemps uniquement avec le blé tendre, on commence à la fin des années quarante à hybrider blé dur (génomes A et B) et seigle : au Japon, en Espagne, en URSS, au Canada, etc. On obtient ainsi une deuxième espèce, celle-là hexaploïde (AA BB RR,  $2n = 42$ ) dans le genre qui constituent les triticales. La vigueur végétative de ces nouveaux venus était remarquable, mais la plupart étaient très peu fertiles.

C'est en fin de compte le croisement entre les deux espèces de triticales, blé tendre  $\times$  seigle et blé dur  $\times$  seigle, qui a permis, grâce aux interactions mises en jeu, de réaliser l'avancée décisive à partir des années soixante : dans la descendance des F1 heptaploïdes (AA BB D RR,  $2n = 49$ ), on a sélectionné des lignées hexaploïdes suffisamment productives pour que le triticales puisse enfin tenter l'épreuve de vérité.

### INTRODUCTION EN CULTURE ET INTERVENTION DES ENTREPRISES DE SÉLECTION

Ce progrès notable a relancé le triticales au plan international ; des croisements de ce type ont été réalisés dans divers pays : Hongrie, États-Unis, Canada, France, Pologne, Angleterre, Suisse, Australie, Allemagne, Mexique, etc. (Cauderon, 1981). En France, le croisement entre le triticales octoploïde n° 204, déjà cité, et le triticales hexaploïde 6 TA 847 créé en Amérique du Nord a permis d'obtenir la lignée hexaploïde INRA Clercal (1979). Les essais conduits par l'ITCF dans des conditions très diverses ont

montré que Clercal avait en moyenne un rendement équivalent à celui des blés tendres et des seigles, mais s'accommodait mieux de conditions marginales. Clercal a effectivement permis le développement de la culture du triticales en France ; après avoir joué un rôle dominant jusqu'en 1989, il a été supplanté par Lasko, obtention polonaise dont le grain est de meilleure qualité, et par Newton, variété plus courte créée en Angleterre.

En 1992, alors que le seigle a presque disparu (53 000 ha), le triticales occupe plus de 170 000 ha, principalement en dehors des grandes zones céréalières, et notamment dans le Massif-Central ; ses performances sont intéressantes là où blés et orges d'automne souffrent, notamment d'un excès d'humidité hivernale. Le grain est utilisé généralement sur place pour la nourriture des animaux, singulièrement les porcs. La teneur en protéines est du même ordre que celle du blé, mais la lysine, acide aminé qui limite la valeur nutritive des céréales, est mieux représentée. La panification serait tout à fait possible, mais la forte position du blé limite l'intérêt d'un effort de recherche et de développement en vue de cette utilisation.

Ces premiers succès trouvent leur source dans les travaux d'un petit nombre de laboratoires publics qui ont non seulement débrouillé les phénomènes de base, mais aussi créé des variétés qui prouvent l'intérêt pratique de leurs recherches. Depuis une dizaine d'années, cette démonstration a conduit des entreprises de sélection, notamment en France, à s'engager à leur tour ; cela est indispensable pour que le triticales manifeste ses potentialités à égalité de chance avec les autres céréales. Collant bien aux réalités de la culture dans les principales régions, travaillant chacune à sa façon et avec ses idées, ces entreprises créent les gammes de variétés permettant un abaissement des coûts de production ainsi qu'une adéquation de la qualité des produits aux contraintes et aux souhaits des utilisateurs. Déjà, de nouvelles variétés de triticales très prometteuses apparaissent dans les essais d'inscription au catalogue. C'est une nouvelle période qui s'ouvre : celle du développement, avec engagement des organismes

à vocation économique (Collectif, 1992). *Les pays les plus actifs récolteront l'essentiel des bénéfices du long effort international de recherche que nous avons décrit* (EUCARPIA, 1988).

### NOUVELLES PISTES DE RECHERCHE : RECONSTRUIRE LES CÉRÉALES

*L'histoire des triticales montre que l'on peut ouvrir des barrières que la nature a mises en place ; belle occasion pour expérimenter des "confrontations" inédites mettant en jeu non seulement des gènes, mais aussi des chromosomes, des génomes et des cytoplasmes.* Les triticales ne représentent qu'une première étape dans cette entreprise de génie génétique, pour laquelle les connaissances et les techniques apportées récemment par la biochimie et la biologie moléculaire viennent renforcer les moyens d'action.

D'abord, l'hybridation interspécifique permet de réaliser systématiquement des transferts de gènes entre espèces. On a démontré la présence d'un chromosome ou d'un fragment de chromosome de seigle chez certains blés, ainsi que le remplacement chez des triticales d'un chromosome (ou d'un fragment de chromosome) de seigle par un chromosome de blé.

Des associations originales de génomes peuvent également être réalisées, et c'est le cas des triticales. De plus, on peut bâtir des génomes nouveaux : un exemple est la création récente de triticales à  $2n = 28$  possédant un génome "inédit" résultant d'un brassage entre A et B.

Enfin, le cytoplasme, avec toute l'information génétique qu'il contient, diffère d'une espèce à l'autre ; on peut réaliser des transferts de cytoplasme, et les effets – notamment chez les triticales – semblent importants.

Les biotechnologies, associées à la culture *in vitro*, se perfectionnent, et elles trouvent dans le triticales un matériel favorable. Leur mise en œuvre exige des compétences et des moyens nouveaux ; elle appelle également quelque prudence. En hybridant des espèces, en fusionnant des cytoplasmes, on

accède à des potentialités auxquelles la "nature" ne donne normalement pas accès ; mais on perd les garanties de sécurité qu'apporte justement le jeu de la sélection naturelle à l'intérieur du groupe relativement isolé et protégé que constitue l'espèce. Tous les filtres qui existent dans le monde vivant, à la méiose, à la fécondation, etc., exercent une fonction normalisatrice efficace et donnent des sécurités naturelles auxquelles les sélectionneurs se sont habitués, qu'ils considèrent comme automatiques, et qui vont parfois faire défaut. Les variétés issues des biotechnologies nécessiteront donc, au moins dans un premier temps, des vérifications de normalité et de stabilité un peu plus longues ou plus précises que les variétés classiques.

L'expérience montre d'ailleurs que les biotechnologies donnent des résultats d'autant plus utilisables que les espèces associées dans ce "bricolage" ne sont pas trop éloignées. La tribu botanique des triticeées constitue, pour le moment, un cercle favorable. Elle comprend des genres très divers, adaptés à des milieux variés et souvent extrêmes (*Elymus*, *Agropyron*, ...), dont certains ont un grand rôle économique : blé, seigle, orge ; presque tous les hybrides possibles ont été obtenus et étudiés par les cytogénéticiens. *On peut imaginer, sans trop rêver, une analyse et une reconstruction de ce groupe très important* (Cauderon, 1986), aboutissant à deux sortes de résultats : un progrès dans la connaissance de phénomènes fondamentaux de l'évolution ; la création de formes cultivées nouvelles très diverses, dont quelques-unes aideront à régler certains des problèmes auxquels nos sociétés sont ou seront confrontées : notamment l'adaptation à des sols ou à des climats extrêmes ainsi que la résistance à des parasites ou ravageurs inhabituels.

### LENTEURS, INCERTITUDES ET GRANDES ESPÉRANCES

*Ainsi, pour la première fois, il semble bien que l'homme ait créé une grande espèce cultivée ; il aura fallu un siècle, et les travaux de nombreux chercheurs.* Cela n'est pas surprenant. Pour entrer en compétition avec l'évolution

naturelle et pour faire presque aussi bien que les quelques centaines de générations de paysans qui ont modelé les blés, pour réaliser le chef-d'œuvre d'adaptation et de fiabilité que représente une plante cultivée, on comprend qu'une unique percée scientifique éblouissante n'ait pas suffi. Plusieurs découvertes importantes ont dû se succéder, sans toujours être comprises immédiatement. Il aura fallu également un énorme travail de tâcheron – auquel les médias, l'opinion et les dirigeants ne portent guère attention – pour accumuler, petit à petit, généralement dans l'incertitude sur la route à suivre, le "fonds de boutique" de connaissances biologiques, de matériel végétal et de tours de main techniques qui ont progressivement éclairé la voie. On aura été obligé de s'attaquer à beaucoup d'obstacles dérisoires aux yeux des fondamentalistes, mais déterminants lorsqu'on arrive aux applications : par exemple, une légère irrégularité dans les rendements. L'obstination personnelle de quelques bons généticiens et sélectionneurs de plusieurs pays pendant plus d'un demi-siècle a permis le succès qui justifie *a posteriori* cette obstination. *Qui donc pourrait prétendre planifier une telle entreprise ?*

Aujourd'hui, on touche au but ; pourtant, aussi longtemps que la culture des triticales ne sera pas largement répandue, on ignorera le détail de ce qu'ils peuvent apporter, et donc les conséquences socio-économiques de cette invention. L'idée d'une céréale spécialement utile dans les zones relativement peu favorables à la culture du blé ou de l'orge est ancienne. Elle est cohérente si l'on considère les caractéristiques du seigle ; mais elle ne sera vraiment confirmée que lorsqu'on disposera de variétés assez diverses et que techniques de cultures et systèmes de production seront mieux définis ; sans oublier que la sélection a largement prouvé, qu'il s'agisse des blés ou du colza, qu'elle est capable d'adapter rapidement les qualités du grain à des demandes nouvelles des marchés (Cauderon, 1990).

Toutes ces incertitudes portent une leçon d'humilité devant les faits, d'indifférence à la mode et de patience face au temps. L'apparition des triticales constitue un évé-

nement remarquable : la création d'un groupe cultivé artificiel, dont la singularité est attestée par une même désignation dans toutes les langues de la terre. Triticale, appellation botanique déclassée, est devenu en effet un nom universel ; situation aujourd'hui exceptionnelle, qui pourrait devenir courante dans un monde unifié par la science et la technique. ■

### Références

- Cauderon A. (1990). "Espèces, variétés et semences dans l'évolution de la production végétale en France de 1789 à 1989". In : *Deux siècles de progrès pour l'agriculture et l'alimentation*, Paris, Technique et documentation Lavoisier, pp. 147-168.
- Cauderon Y. (1981). *Origine et évolution des triticales*. *Industrie des céréales*, 10, 3-9.
- Cauderon Y. (1986). *Cytogenetics in breeding programmes dealing with polyploidy, interspecific hybridization and introgression*. *Genetic manipulation in plant-breeding*, 83-104, W. de Gruyter.
- Collectif (1992). *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 78, 1-38.
- EUCARPIA triticales (1988). *Proc. 4th meeting*, Berlin, Akad. Landwirth-DDR, 2 vol., 672 p.
- Harlan J.R. (1987). *Les plantes cultivées et l'homme* (traduction de l'anglais : *Crops and man*), Paris, PUF, 416 p.
- Muntzing A. (1979). *Triticales, Results and problems*. *Fortsch. der Pflanzen Beikefte zur Zeits, für Pflanzen*, 10, 103 p.
- Pernès J. (1983). *La génétique de la domestication des céréales*, *La Recherche*, 146, 910-919.
- Wilson A.S. (1876). *Wheat and Rye hybrids*, *Proceedings Bot. Soc. Edinburgh*, 12, 286-288.