Atatürk Ü.Zir.Fak.Der. 24 (1), 202-211, 1993.

TRİTİCALE'DE TOHUM KIRIŞIKLIĞI

Metin TOSUN (1)
Sevim SAĞSÖZ (1)

ÖZET : *Triticale taneleri, dengeli amino asit kompozisyonuna ve yüksek protein içeriğine sahip olmasına karşın, değişik derecelerde kırışıklıklar göstermektedirler. Tane kırışıklığı ciddi bir problem olarak önemini korumaktadır.*

Tohum kırışıklığı çeşitli sitolojik ve fizyolojik faktörlere bağlı olarak ortaya çıkmaktadır. Bunlardan sitolojik olanları; (1) aneuploidy, (2) çavdar kromozomlarındaki heterokromatinin geç eşlenmesi, (3) endosperm gelişmesinin başlangıcında görülen kromozomal köprüler ve anormal çekirdeklerin oluşması şeklinde sıralanabilir. Bunların yanında, tohum kabuğu ile tane dolum potansiyeli arasındaki dengesizlik, nişasta birikiminin zamanından önce durması ve endospermin iç kısmındaki boşlukların büyümesi gibi fizyolojik anormallikler de tohum kırışıklığının önemli etkenleridir. Kırışıklığın azaltılması konusunda substitusyon hatlarının kullanımı ve aneuploidlerin eleminasyonu gibi sitolojik özellikler yanında tanede depolanacak yedek besin maddelerinin üretimi ile bu ürünleri depolayacak tohum kabuğunun büyüklüğü arasında uygun bir dengenin oluşturulması da önemli bir faktördür.

GİRİŞ

Triticale (X *Triticosecale* Wittmack) buğday (*Triticum* L.) ve çavdar (*Secale* L.) cinslerinin melezlenmesinden elde edilen bir hibriddir. Meiotik düzensizlik, yüksek aneuploidi oranı, kısmi sterilite, tohum kırışıklığı ve tanenin başak üzerinde çimlenmesi gibi olumsuzluklar, bu bitki üzerinde önemle durulması ve iyileştirilmesi gereken konulardır.

Triticale bitkisinin taneleri dengeli amino asit kompozisyonuna ve yüksek protein içeriğine sahiptir. Bununla birlikte, tanelerde hem görünüşü bozan hem de hektolitre ağırlığını dolayısıyla verimi düşüren kırışıklıklar bulunmaktadır (Shealy ve Simmonds, 1973). Tane kırışıklığı triticale ıslahında önemli bir problem olup, tane

(1) Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi, Tarla Bitkileri Bölümü

verimi ile un ekstraktında azalmaya, α-amilaz aktivitesinde ise yükselmeye neden olmaktadır. Ayrıca, kırışıklığa bağlı olarak tohumların 1000-tane ağırlığı ve çimlenme gücü düşmekte, çimlenen fidelerde ise yaşama oranı oldukça azalmaktadır (Wiemarck, 1975).

Optimum üretim koşullarında yetiştirilmesi durumunda tane kırışıklığı bir dereceye kadar önlenebilmektedir (Muntzing, 1979; Jönsön, 1987). Fakat, triticalenin asıl önerilebileceği yerler verimsiz, taşlı ve meyilli araziler olduğu için kırışıklığın ıslah yoluyla giderilmesi en doğru çözüm olarak gözükmektedir. Bu konuda son 30 yıldan beri yoğun araştırmalar yapılmaktadır.

Yukarıda açıklanan nedenlerden dolayı triticalede tohum kırışıklığının önemli bir problem olduğu ve öncelikle ıslah edilmesi gereken konuların başında geldiği söylenebilir. Bu amaçla yapılacak ıslah çalışmalarında ilk önce ele alınması gereken konu, kırışıklığa neden olan faktörlerin belirlenmesidir. Tohum kırışıklığı pekçok faktöre bağlı olarak ortaya çıkmaktadır. Burada kırışıklığa neden olan sitolojik etkenler ağırlıklı olarak ele alınacak, bunun yanında çeşitli fizyolojik faktörlerden de bahsedilmeye çalışılacaktır.

SİTOLOJİK FAKTÖRLER

Tane kırışıklığına neden olan sitololjik faktörler şöyle sıralanabilir : (1) aneuploidi, (2) çavdar kromozomlarındaki heterokromatinin geç eşlenmesi, (3) endosperm anormallikleri.

Triticalede kırışıklık, buğday komplementlerinden çok çavdar komplementlerine dayandırılmakta olup, sebepleri ise şöyle açıklanmaktadır : Birincisi, çavdarın kendilenmiş formları ile buğday karşılaştırılmış, çavdarda endospermin daha fazla hatalı çekirdek içerdiği (Kaltsikes ve ark., 1975) ve tohumunun kırışık olduğu (Klassen, 1970; Darvey, 1973) belirlenmiştir. İkincisi, buğday x *Aegilops* ve buğday x *Agropyron* gibi buğday ile diğer diploidler arasındaki melezlemelerden elde edilen amphidiploidlerle karşılaştırıldığında, triticalede tohumların daha kırışık olduğu tespit edilmiştir (Thomas ve ark., 1980) Üçüncüsü, çavdar kromozomları buğdaya tek tek aktarıldığında değişik derecelerde kırışıklığa sebep olmuşlardır (Darvey, 1973). Dördüncüsü ise, endospermde köprü oluşturan kromozomların karyotipik analizi yapıldığında bunların hemen hepsinin çavdar kromozomları olduğu görülmüştür (Bennet, 1977). Kırışıklığa sebep olan geniş terminal C-bandları 14 çavdar kromozomundan 11 tanesinde bulunmuştur. Bunlar, normal bandlara göre 2 kat daha fazla DNA içermekte ve dolayısıyla

daha geç eşlenmektedirler (Darlington ve Haque, 1966; Lime-De-Faria ve Jaworska, 1972; Ayonoadu ve Rees, 1973; Apples ve ark., 1978; Deumling, 1978).

1. Aneuploidi

Tane kırışıklığının anuploidi ile ilişkisini belirlemek amacıyla yapılan bir araştırmada (Weimarck, 1975), tohumlar büyüklük ve kalitelerine göre; (1) 1000- tane ağırlığı 55 g'dan daha fazla olan (ort. 69 g) dolgun tohumlar, (2) 1000- tane ağırlığı 55-30 g arasında olan (ort. 39.2 g) orta derecede kırışık tohumlar ve (3) 1000-tane ağırlığı 30 g'dan daha az olan (ort. 25.6 g) küçük ve çok kırışık tohumlar olmak üzere 3 gruba ayrılmıştır. Bu gruplardaki euploid ve aneuploid bitkilerin oranlarına ilişkin değerler Tablo 1'de gösterildiği gibi olmuştur.

Tablo 1. "Kagawa" oktoploid triticale hattında 3 farklı tohum büyüklüğü sınıfında euploid ve aneuploidlerin oranı (Weimarck, 1975'ten).
Table 1. Frequencies of euploids and aneuploids in three different kernel-size classes in octoploid triticale strain "Kagawa".

Tohum Büyüklük sınıfı Kernel-Size Class	Euploidler (%) Euploids (%)	Aneuploidler (%) Aneuploids (%)		
		Hypoploidler Hypoploids	Hyperploidler Hyperploids	Toplam Total
Büyük (Large)	58.18	36.37	5.45	41.82
Orta (Medium)	29.16	70.01	0.83	70.84
Küçük (Small)	28.92	66.26	4.82	71.08

Tablo 1'in incelenmesinden de anlaşılacağı gibi orta ve yüksek derecede kırışıklığa sahip olan tohumlardan elde edilen bitkilerden aneuploidlerin oranı oldukça yüksek bulunmuştur.

Tohum kırışıklığı ile 1000-tane ağırlığı arasında olumsuz bir ilişki bulunmaktadır. Kırışıklık küçük boyutlu tohumlarda daha fazladır. Aneuploidi oranı, tohum kırışıklığındaki artışa bağlı olarak artmaktadır (Guedos-Pinto ve ark., 1984).

Tetraploid çavdar ile çavdarın trizomiklerinde küçük tohumların büyüklerden daha fazla aneuploidiye sahip olduğu bildirilmiştir (Kamanoi ve Jenkins, 1962). Yine, heksaploid triticale kullanılarak yapılan bir denemede büyük tohumlardan elde edilen bitkilerde euploidi oranının yüksek olduğu tespit edilmiştir (Tsuchiya, 1973). Araştırıcılar, tohumların kırışıklığına göre dikkatlice ayrılması durumunda euploid

populasyonların oluşturulabileceğini bildirmişlerdir.

2. Çavdar Kromozomlarının Telomerlerindeki Geç Eşlenen Heterokromatin Miktarı

Triticalede genom uyuşmazlığının başlıca nedeni çavdar kromozomlarının telomerlerindeki geç eşlenen heterokromatinlerdir. Bu durumun tohum kırışıklığına neden olduğu bir çok araştırıcı tarafından ortaya konulmuştur (Bennett, 1977; Bennett ve Gustafson, 1982; Varghese ve Lelley, 1983). Nitekim Bennett (1977), geç katlanan heterokromatin miktarı ile endosperm gelişmesinin ilk dönemlerinde görülen mitotik anormallik arasında olumlu bir ilişkinin olduğunu teklif etmiş, fakat bu durum Heneen ve Brismar (1987a) tarafından yapılan bir çalışmada doğrulanamamıştır.

Tohum kırışıklığının çavdar kromozomlarındaki heterokromatin miktarı ile ilişkisini belirlemek amacıyla yapılan bir çalışmada dolgun, orta derecede kırışık ve çok kırışık taneli hatlar kullanılmıştır. Bu amaçla çavdar kromozomlarındaki C-bandları esas alınmıştır. Araştırma sonucunda, çok kırışık taneli hatların 11, 12 dolğun taneli hatların ise 10 C- bandına sahip olduğu belirlenmiştir. Ayrıca, kırışık taneli hatlardaki C-bandları diğerlerine göre nisbeten daha büyük ve geniştir. Dolgun taneli hatların en az, kırışık taneli hatların ise en fazla heterokromatin miktarına sahip oldukları bildirilmiştir (Heneen ve Brismar, 1987a).

En küçük çavdar kromozomu (1R), tetraploid veya heksaploid buğdaydaki en büyük kromozomdan (5B) daha fazla DNA içermektedir. Çavdar kromozomlarından 2R, 4R/7R, 5R ve 6R kromozomlarının tane kırışıklığını artıran genler taşıdıkları tespit edilmşitir (Kaltsikes ve Roupakias, 1975; Gill ve ark., 1981; Sandha ve ark., 1984; Gustafson ve ark., 1985). Darvey (1973), bunlara ilaveten buğday-çavdar adisyon hatlarında 1R çavdar kromozomunun tane kırışıklığı üzerine orta derecede etkiye sahip olduğunu belirlemiştir.

Çavdar kromozomlarının olumsuz etkisini azaltmak amacıyla yapılan ıslah çalışmalarında çavdar kromozomları genellikle buğdayın D genomuna ait kromozomlar ile yer değiştirilir (Merker, 1976a). Böylece, heterokromatin miktarında meydana gelecek azalma nedeniyle, endosperm gelişmesi süresince daha az hatalı çekirdek oluşacağından kırışıklık azalıp, hektolitre ağırlığı artacaktır (Bennett ve Gustafson, 1982). İlk substitusyon hattı çavdarın 2R kromozomu ile buğdayın 2D kromozonu yer değiştirilerek elde edilmiştir. Bu 2D/2R substitusyon hattının iyi bir performans gösterdiği, daha erken olgunlaştığı ve ekmeklik kalitesinin daha iyi

olduğu belirlenmiştir. Bununla birlikte, normal hatlar gibi substitusyon hatlarında da lysine oranı yüksek bulunmuştur. C.I.M.M.Y.T. (Uluslar Arası Buğday ve Mısır Islahı Merkezi) tarafından ıslah edilen hatların yaklaşık % 20'si 6D/6A substitusyonuna sahip olup, bu hatlarda çavdar kromozomları tamdır. Böyle hatlarda buğdayın D genomu kromozomları gerek A gerekse B genomu kromozomları ile yer değiştirilmiştir. Bunlar, buğdayın ekmeklik kalitesi ile çavdarın gümrahlığını kombine ederler (Dodge, 1979).

3. Endosperm Anormallikleri

Tohum kırışıklığı konusunda yapılan ilk çalışmalarda kırışıkılğın nişasta ve protein depo eden hücrelerden bazılarının kaybolmasıyla meydana geldiği düşünülüyordu (Kaltsikes ve ark., 1975). Ancak, son yıllarda yapılan çalışmalarda kırışıklığın pek çok faktöre bağlı olduğu belirlenmiştir. Örneğin, çavdar ve buğdayda meiosis bölünmenin süresi ile embriyo ve endosperm gelişmeleri birbirinden farklı olup, çavdarda daha yavaştır. Triticalede ise buğday ve çavdar ebeveynlerinin arasında olduğu belirlenmiştir. Heksaploid ve oktoploid triticaleler buğday ve çavdar ebeveynlerine göre metafaz I döneminde daha fazla ünivalent oranına sahip olduklarından, anafaz I'de dengesiz bir ayrılma gösterirler. Böyle düzensizlikler primer endospermde anormal çekirdek oluşumuna ve tane kırışıklığına sebep olmaktadır (Gustafson ve ark., 1985). Ayrıca, hem meiosis hem de primer endosperm dönemlerinde farklı şekillerde gelişme gösteren buğday ve çavdar genomlarının interaksiyonları ile çavdar kromozomlarının telomerlerindeki geç eşlenen heterokromatin miktarının fazla olması da anormal çekirdek oluşumuna neden olmaktadır (Bennett, 1977).

Endosperm anormalliklerine sebep olan hataların en önemlisi coenocytic endosprem (sitokinesis olmadan arka arkaya çekirdek bölünmesi ile oluşan çok çekirdekli endosperm) döneminde görülen mitotik anafaz köprüleri olup bu durum tane kırışıklığının başlıca nedenlerinden birisidir (Bennett, 1977; Merker, 1976b; Thomas ve Kaltsikes, 1976).

FİZYOLOJİK FAKTÖRLER

Tane kırışıklığına neden olan sitolojik faktörler yanından bazı fizyolojik olaylar da kırışıklık üzerine önemli etkiye sahiptir. Aleuron hücrelerinin küçülmesiyle tane dolumu için gerekli olan maddelerin sağlanması azalmakta ve böylece endospermde çevresel boşluklar meydana gelmektedir (Heneen ve Brismar, 1987b). Nisaşta

depolanmasının daha az oranda olması, zamanından önce tamamlanması ve kuru madde birikiminin kısa sürede gerçekleşmesi triticalede tane kırışıklığını belirleyen karakteristik özelliklerdir (Hill ve ark., 1974; Salminen ve Hill, 1978; Sing ve ark., 1978; Srivastava, 1978; Pena ve Bates, 1982; Ching ve ark., 1983; Dhaliwal ve Sharma, 1986). Endospermin dış tabakasının meristematik fonksiyonunun durması ve dejenere olması ile nucellus dokusunun yıkımından sorumlu sitolotik enzimlerin uygun miktarda bulunmaması da tanede kırışıklık meydana getirmektedir (simmonds, 1974).

Tane büyüklüğü ile tane dolum potansiyeli arasındaki dengesizlik kırışıklığa neden olabilmektedir. Nitekim, geniş bir testa içerisinde az miktarda endospermin bulunması çevresel boşlukların oluşmasına, dolayısıyla da kırışıklığa neden olmaktadır. Endospermin merkezinde yer alan boşluklar ya normal olarak oluşan küçük boşlukların büyümesi ya da ilave boşlukların meydana gelmesiyle ortaya çıkabilir. Tanede görülen düzenli iç boşluklar bazen mikroorganizmalar tarafından da oluşturulabilir (Heneen ve Brismar, 1987b).

SONUÇ

Her ne kadar seleksiyonla tane kırışıklığı ıslahının mümkün olduğu bir çok araştırıcı tarafından bildirilmişse de triticalede yüksek hektolitre ağırlığının kompleks bir genetik yapının etkisinde olduğu gözükmektedir. Nitekim, yüksek hektolitre ağırlığına sahip olan iki hat melezlenmiş ve elde edilen melez bitkinin tohumları ebeveynlerinki ile karşılaştırıldığında daha düşük hektolitre ağırlığına sahip olduğu tespit edilmiştir (Thomas ve ark., 1980). Ayrıca, tane kırışıklığının bitki boyu ile ilişkili olabileceği, "Norin 10" orjinli cücelik genine sahip olan bitkilerin eleminasyonu ile kırışıklığın azaltılabileceği kaydedilmiştir (Zillinsky, 1973). Kırışıklığın tane büyüklüğüne bağlı olarak değiştiği, özellikle küçük boyutlu tohumlarda daha fazla olduğu saptanmıştır (Salminen ve Hill, 1978). Yine, çavdar kromozomlarındaki heterokromatin miktarının fazla olması durumunun tohum kırışıklığının önemli bir nedeni olduğu bildirilmiştir (Bennett, 1977; Gustafson ve Bennett, 1976).

Tane kırışıklığının azaltılması amacıyla yapılacak ıslah çalışmalarında şu konuların gözönünde bulundurulması yararlı olabilir.

1. Aneuploid bitkiler populasyondan uzaklaştırılarak euploid populasyon oluşturulmalıdır.

2. Gerek çavdar kromozomlarındaki heterokromatin miktarının çok olması,

gerekse endosperm gelişmesinin ilk dönemlerinde görülen mitotik anafaz köprülerinin genellikle çavdar kromozomları olması ve bunların sonucunda da kırışıklığın oluşması nedeniyle triticale genomundaki çavdar kromozomlarının sayısı azaltılmalıdır.

3. Küçük boyutlu tohumlarda kırışıklık daha fazla olduğu için iri tohumları içeren bir populasyon oluşturulmalıdır.

4. Tanede depolanacak yedek besin maddelerinin üretimi ile tanenin bu ürünleri depolama kapasitesi arasında uygun bir denge oluşturulmalıdır.

5. Nişasta içeriği artırılarak hektolitre ağırlığı ve un randımanının yükseltilmesi sağlanmalıdır.

6. Tanedeki kırışıklık azaltılırken protein oranı da azaltılmamalıdır.

7. α - amylase aktivitesinin uygun düzeyde tutulmasına çalışılmalıdır.

8. Tanesinden hayvan yemi olarak yararlanılması planlandığı zaman hazmolunabilir protein miktarı, düşük un randımanı ve α-amylase akitvitesi gibi özellikler dikkate alınmamalıdır. Bu durumda tane kırışıklığının derecesi ne olursa olsun maksimum verim en önemli ıslah amacını oluşturmalıdır.

KAYNAKLAR

Apples, R., C.J. Driscoll, W.J. Peacock, 1978. Heterochromatin and Highly Repeated DNA Sequences in Rye (*Secale cereale*). Chromosoma, 70: 67-89.

Ayanoadu, U. and H.Rees, 1973. DNA Synthesis in Rye Chromosomes. Heredity, 30 : 233-240.

Bennett, M.D., 1977. heterochromatin Aberrant Endosperm Nuclei and Grain Shrivelling in Wheat-Rye Genotypes. Heredity, 39 : 411-419.

Bennett, M.D. and J.P. Gustafson, 1982. The Effect of Telomeric Heterochromatin from *Secale cereale* on Triticale. II. The Presence or Absance of Blocks of Heterochromatin in Lysogenic Backrounds. Canad. J. Genet. Cytol., 24: 93-100.

Ching, T.M., C.J. Poklemba, R.J. Metzger, 1983. Starch Synthesis in Shrivelled and Plump Triticale Seeds. Physiol., 73 : 652-657.

Darlington, C.D. and A. Haque, 1966. Organisation of DNA Synthesis in Rye Chromosomes. Chromosomes Today, 1 : 102-107.

Darvey, N.L., 1973. Genetics of Seed Shrivelling in Wheat and Triticale. In Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp. U.S.A. pp. 155-159.

Deumling, B., 1978. Localization of Repetitive DNA in Cereals by in Situ Hybridizations : Cross Hybridizations Among Wheat, Rye, Barley and Oats. Plant Syst. Evol., 129:261-267.

Dhalival, A.S. and H.L. Sharma, 1986. Changes in Some Carbonhydrate Fractions and Some Related Enzymic Activities in Plump and Shrivelled Triticale and in Wheat Grains. Aust. J. Plant Physiol., 13 : 249-255.

Dodge, B.S., 1979. Triticale. A Promising Addition to the World's Cereal Grains, Breeding Triticale. National Acad. Press Washington, D.C. 1989, pp. 35-41.

Gill, K.S., M.S. Greval, M. Shing, G.S. Sandha, 1981. Chromosome substitution in Hexaploid Triticale. Sabrao J., 13 : 33-38.

Guedos-Pinto, H., T. Rangel-Figueiredo, O. Carnide, 1984. Aneuploidy in High Yielding 6x-Triticales. Cereal Res. Comm., 12:229-235.

Gustafson, J.P. and M.D. Bennett, 1976. Preferential Selection for Wheat-Rye Substitutions in 42-Chromosome Triticale. Crop Sci., 16 : 688-693.

Gustafson, J.P., M.D. Bennett, E.N. Larter, 1985. Cytological Studies in Triticale. Triticale Proc. Symp. Sponsored by Division C-1 and C-6 of the Crop Sci. Soc. America, 6 August 1979, in Fort Collins, Colorado, pp. 9-24.

Heneen, W.K. and K. Brismar, 1987a. Rye Heterochromatin in Somatic Chromosomes of Triticale in Relation to Grain Shrivelling. Hereditas, 107:137-145.

Heneen, W.K. and K. Brismar, 1987b. Scanning Electron Microscopy of Mature Grains of Rye, Wheat and Triticale with Emphasis on Grain Shrivelling. Hereditas, 107:147-162.

Hill, R.D., A.J. Klassen and W. Dedio, 1974. Metabolic Factors Influencing Kernel Development in Triticale. In : Triticale, Proc. Int. Symp. El Batan, Mexico, 1973, pp. 149-154.

Jönsön, Ö.J., 1987. Grain Shrivelling and Preharvest Sprouting in Triticale During the Ripenning Period. Serviges Utsadesförenings Tidskrift, 97: 45-52.

Kaltsikes, P.J. and D.G. Roupakias, 1975. Endosperm Abnormalities in *Triticum-Secale* Combinations. II. Addition and Substitution Lines. Canad. J. Bot., 53 : 2068-2076.

Kaltsikes, P.J., D.G. Roupakias, J.B. Thomas, 1975. Endosperm Abnormalities in *Triticum-Secale* Combinations. I. X Triticosecale and Its Parental Species. Canad. J. Bot., 53 : 2050-2067.

Kamanoi, M. and B.J. Jenkins, 1962. Trisomic in Common Rye, *Secale cereale* L. Seiken Ziho, 13 : 118-123.

Klassen, A.J., 1970. An Investigation of Kernel Shrivelling in Triticale. Ph. D. Thesis, Univ. Manitoba, Winnipeg.

Lima-De-Faria, A. and H. Jaworska, 1972. The Relationship Between Chromosome Size Gradient and the Sequence of DNA Replication in Rye. Hereditas, 70 : 39-58.

Merker, A., 1976a. Chromosome Substitution, Genetic Recombination and the Breeding of Triticale. Wheat Inf. Serv., 41-42 : 44-48.

Merker, A., 1976b. The Cytogenetic Effect of Heterochromatin in Hexaploid Triticale. Herditas, 83 : 215-222.

Muntzing, A., 1979. Triticale : Results and Problems. Advantages in Plant Breeding, Supplement No. 10 to Journal of Plant Breeding. Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg, Germany.

Pena P.J. and L.S. Bates, 1982. Grain Shrivelling in Secondary Hexaploid Tirticale. I. Alpha-amylase Activity and Carbon Hydrate Content of Mature and Developing Grains. Cereal Chem., 59 : 454-458.

Salminen, S.O. and R.D. Hilli, 1978. Rate and Duration of Dry Matter Accumulation in Relation to Kernel Shrivelling in Triticale. Canad. J. Plant Sci., 58 : 13-19.

Sandha, G.S., K.D. Grewal, C.K. Satija, 1984. Study of R-D Chromosome Substitutions and Tehir Effects in Triticale. Crop Improv., 11 : 119-123.

Shealy, H.E. and D.H. Simmonds, 1973. The Early Developmental Morphology of the Triticale Grain. In : Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp., 265-270.

Simmonds, D.H., 1974. The Structure of the Developing of the Mature Triticale Kernel. In : Triticale : First Man-made Cereal, 105-121. Amer. Ass. Cereal Chemists, St. Paul, Minnesota.

Singh, B., J.A. Patel, V.T. Sapra, 1978. Amylase Activity in Triticale (X *Triticosecale* Wittmack). Euphytica, 27 : 19-25.

Srivastava, A.K., 1978. Physiology of Kernel Shrivelling and Its Reduction in Triticale. Plant Cell Physiol., 19 : 337-344.

Thomas, J.B. and P.J. Kaltsikes, 1976. The Genomic Origin of the Unpaired Chromosomes in Triticale. Canad. J. Genet. Cytol., 18 : 687-700.

Thomas, J.B., P.J. Kaltsikes, J.P. Gustafson, D.G. Roupuakias, 1980. Development of Kernel Shrivelling in Triticale. Z. Pflanzenzüchtg, 85 : 1-27.

Tsuchiya, T., 1973. Frequency of Euploids in Different Seed Size Classes of Hexaploid Triticale. Euphytica, 22 : 592-599.

Varghese, J.P. and T. Lelley, 1983. Origin of Nuclear Aberrations and Seed Shrivelling in Triticale. A Retvolution of the Role of C-Heterochromatin. Theor. Appl. Genet., 66 : 159-167.

Weimarck, A., 1975. Kernel Size and Frequency of Euploids in Octoploid Triticale. Hereditas, 80 : 69-72.

Zillinsky, F.J., 1973. Improving Seed Formation in Triticales. In Triticale : Proc. Intern. Symp. El Batan, Mexico 1-3 October 1973, Intern. Dev. Res. Center, Ottawa, Canada, pp. 155-157.