Qualité germinative des semences de pois - I. Développement de la gousse et des graines : incidences sur la germination des semences avec ou sans séchage

Zohreh Rachidian, Yvon Le Deunff

► To cite this version:

Zohreh Rachidian, Yvon Le Deunff. Qualité germinative des semences de pois - I. Développement de la gousse et des graines : incidences sur la germination des semences avec ou sans séchage. *Agronomie*, 1986, 6 (5), pp.463-468. hal-00884898

HAL Id: hal-00884898

<https://hal.science/hal-00884898>

Submitted on 1 Jan 1986

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.

Qualité germinative des semences de pois — I. Développement de la gousse et des graines : incidences sur la germination des semences avec ou sans séchage

Zohreh RACHIDIAN & Yvon LE DEUNFF

*Institut National Agronomique Paris - Grignon, Laboratoire de Physiologie végétale, 16, rue Claude-Bernard,
F 75231 Paris Cedex 05*

RÉSUMÉ

La croissance pondérale d'une gousse de pois (*Pisum sativum* var. « Finale ») et de ses graines est suivie au cours du développement sur la plante-mère, la teneur en eau des graines décroissant de 84 à 14 p. 100. Au cours de la sénescence de la gousse on peut très nettement délimiter deux étapes ; à chacune peuvent être associés des événements dans la croissance des graines. La germination des semences immatures est possible à des teneurs en eau (T.E.) élevées de l'ordre de 76-72 p. 100, le poids frais étant alors de 100 mg. La capacité germinative — obtenue selon les règles internationales — augmente jusqu'à l'obtention de 63 p. 100 T.E. quelle que soit l'année climatique : c'est le moment d'obtention du maximum de matière fraîche de la graine. On note ensuite une chute de la capacité avec un minimum à 57 p. 100 T.E. Après cette dépression de la capacité germinative, on assiste à son augmentation régulière et rapide jusqu'à une germination complète. Un séchage ventilé à des températures moyennes de 15, 20 et 35 °C permet aux semences immatures de germer au-dessus des normes commerciales si la T.E. est égale ou inférieure à 60 p. 100. Ces divers résultats sont discutés en émettant deux hypothèses explicatives des freins observés, l'une basée sur l'accumulation d'ABA au niveau de la graine, l'autre sur la présence de composés volatils inhibiteurs.

Mots clés additionnels : *Immaturité.*

SUMMARY

Germinative capacity of pea seeds — I. Pod and seed development : incidences on seed germination with and without drying.

Pod and seed growth of protein pea *Pisum sativum* var. 'Finale' was followed throughout development on the mother plant, the seed moisture content (M.C.) decreasing from 84 to 14 %. During pod senescence two steps could be clearly delimited, particular events in seed growth being associated with each. Immature seeds germinated at high M.C. around 76-72 %, seed fresh weight being then 100 mg. Germinative capacity — obtained using international rules — increased rapidly during seed dehydration but after 63 % M.C. — the moment at which fresh weight was maximal — a fall in germination was observed, the minimum occurring at 57 % M.C. After this, germinative capacity increased rapidly to 100 %, seed M.C. being different with year. Aerated drying at 15, 20 and 35 °C enabled immature seeds to reach germinative capacity close to 100 % if seed M.C. was around 60 %. The results are discussed according to two hypotheses : abscisic acid dependence of germination and presence of volatile inhibitors.

Additional key words : *Physiological maturation.*

I. INTRODUCTION

Le développement des graines sur la plante-mère est programmé : des revues récentes ont fait le point sur nos connaissances à ce sujet (DURE, 1975 ; MILLERD, 1975 ; HIGGINS, 1984). Chez les légumineuses à grosses graines, les événements caractérisant l'élaboration, le remplissage et la maturation des graines sont connus et plus particulièrement chez le pois (BAIN &

MERCER, 1966 ; FLINN & PATE, 1968 ; SMITH, 1973 ; PATE & FLINN, 1977).

Les différentes étapes du programme sont liées aux corrélations existant entre les divers organes et tissus constitutifs de la graine (HEDLEY & AMBROSE, 1980). Leur initiation et leur durée sont modulées par des régulateurs de croissance dont les variations en qualité et en quantité conditionnent le développement de l'embryon jusqu'à l'obtention de la maturité morpho-

logique chez le pois (BURROWS & CARR, 1970 ; EEUWENS & SCHWABE, 1974 ; FRYDMAN *et al.*, 1974). Récemment, chez le haricot, on a pu montrer que le séchage modéré d'axes embryonnaires, encore en période de formation, arrête le programme de développement et induit un mode de fonctionnement typique de la germination (MISRA & BEWLEY, 1985) ; au cours du séchage, la disparition de l'ABA serait à l'origine de ce changement irréversible. Il existe une bonne corrélation entre la teneur en ABA des embryons de haricot et l'incapacité à germer (PRÉVOST & LE PAGE-DEGIVRY, 1985).

De nombreux travaux ont été consacrés à la physiologie de la formation de la graine chez les légumineuses. C'est ainsi que l'assimilation chlorophyllienne des folioles et les cinétiques de transport des assimilats vers les graines ont été examinées chez le soja (THORNE, 1980) et le lupin (SHARKEY & PATE, 1976) ; ces travaux ont mis en valeur le rôle essentiel du tégument séminal comme voie de transport dans l'alimentation de l'embryon chez les légumineuses dont le pois (HARDHAM, 1976 ; MURRAY, 1979 ; THORNE, 1985).

De même le métabolisme azoté des feuilles de pois est connu (BAUER *et al.*, 1977a, b) ainsi que la composition de la sève du phloème et des tissus de la semence (FLINN & PATE, 1968 ; MURRAY, 1979 ; MURRAY & KENNEDY, 1980 ; MURRAY, 1983). Toutefois ces divers travaux concernant le remplissage des graines ne s'intéressent jamais à la qualité germinative des semences obtenues.

C'est donc pour apporter quelques éclaircissements sur l'obtention de la qualité chez les semences, point essentiel pour les agriculteurs-multiplicateurs, que nous avons abordé cette étude sur le développement des graines chez le pois protéagineux.

Nous présentons ici les résultats relatifs aux croisances parallèles de la gousse et de ses graines et leurs incidences sur la germination des semences, soit immatures (donc très hydratées), soit séchées en enceinte à air renouvelé à températures peu élevées.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Matériel végétal et culture

Les gousses et les graines sont récoltées sur des pieds de pois protéagineux (*Pisum sativum* L., var. « Finale ») cultivés en parcelles d'essais des Ets Clause à Brétigny-sur-Orge, durant 2 années consécutives, 1983 et 1984. Nous choisissons toujours les plantes du milieu de parcelle. A intervalles de temps plus ou moins réguliers, on récolte les gousses du 2^e nœud florifère à partir de la base : celui-ci porte au moins 2 gousses.

B. Teneur en eau des gousses et des graines

Trente gousses, après avoir été débarrassées manuellement de leurs graines, sont pesées une à une puis placées dans une étuve à 130 °C pendant 24 h. Les graines subissent individuellement les mêmes opérations : on ne tient pas compte de la position des graines dans la gousse, des résultats préliminaires

ayant montré qu'on pouvait éliminer ce facteur de variation (résultats non publiés).

C. Essais de germination

Ceux-ci sont réalisés selon les indications données par les règles internationales (I.S.T.A., 1976).

A chaque date de prélèvement, 400 graines sont placées sur du papier plissé dans des boîtes de polyéthylène d'1 l avec 100 ml d'eau : les boîtes sont mises à 20 °C à la lumière (8 h/16 h), l'intensité lumineuse est de 29 Wm⁻² (400 – 700 nm) apportée par des tubes fluorescents de lumière blanche.

Le dénombrement des graines germées est réalisé aux 5^e et 10^e j en 1983 et aux 6^e et 12^e j en 1984. On exprime ces résultats en capacité germinative à 20 °C en utilisant le pourcentage de plantules obtenu au jour du dénombrement.

III. RÉSULTATS

A. Evolution comparée des croisances de la gousse et de ses graines (récolte 1984)

L'augmentation de la matière fraîche de la gousse (fig. 1A) est importante jusqu'au 112^e j à partir du semis (phase I) puis elle diminue ensuite rapidement en deux temps : du 112 au 119^e j, la vitesse quotidienne de perte est de 104 mg, puis, en un jour, la gousse perd 640 mg ; la vitesse de diminution est ensuite très faible. On peut donc découper la période de perte de matière fraîche de la gousse (phase II) en 2 étapes distinctes : la 1^{re} — ou début de sénescence — qui se déroule alors qu'elle est encore reliée à la plante-mère du 112^e au 119^e j, la 2^e — ou de sénescence rapide — correspond à la libération des liaisons vasculaires d'avec la plante-mère au 119^e j ; la sénescence se poursuit ensuite par un dessèchement lent.

La matière sèche augmente durant la phase I, puis diminue en 2 étapes au cours de la phase II. Les limites sont les mêmes que celles décrites pour la matière fraîche. La teneur en eau évolue peu durant la croissance rapide — phase I — puis baisse légèrement au début de la phase II, plus rapidement à partir du 119^e j.

Le découpage, ainsi réalisé au niveau de la gousse, peut être utilisé pour décrire les événements qui se déroulent au niveau de ses graines.

Chez les graines, la matière fraîche augmente régulièrement jusqu'au 119^e j (fig. 1B) puis elle chute rapidement avec quelques fluctuations. La matière sèche s'accumule linéairement du 106^e au 120^e j (13 mg.j⁻¹) puis plus lentement jusqu'au 133^e j (2,6 mg.j⁻¹). La teneur en eau diminue dès le 106^e j, la perte étant de 2 p. 100 par j jusqu'à la fin de la phase I. Au début de la phase II, les graines perdent 11 p. 100 de leur teneur en eau, alors qu'à partir du 119^e j leur perte est de 2,5 p. 100 par j.

En ne prenant en compte que les matières sèches respectives de la gousse et de ses graines (au nombre moyen de 6) et en supposant un transport uniquement dirigé vers les graines, on peut évaluer la part prise par la gousse dans le remplissage des graines au cours

Figure 1A

Evolution de la croissance pondérale en matière fraîche (○) et en matière sèche (△) de la gousse chez le pois protéagineux (*Pisum sativum*), variété « Finale », en 1984. Leur teneur en eau est représentée (□).

Pod fresh weight (○) and pod dry weight (△) in protein pea (*Pisum sativum*, var. 'Finale') in 1984. Pod moisture content shown as (□).

Figure 1B

Evolution de la croissance pondérale en matière fraîche (●) et en matière sèche (▲) des graines de pois protéagineux (*Pisum sativum* var. « Finale ») au cours de leur développement en 1984. Leur teneur en eau est représentée (■).

Seed fresh weight (●) and seed dry weight (▲) in protein pea (*Pisum sativum*, var. 'Finale') in 1984. Seed moisture content shown as (■).

des 2 étapes distinctes de la phase II. Au cours de la 1^{re} étape de la phase II la gousse perd 95 mg alors que les graines augmentent de 510 mg, la part de la gousse est donc de 18,60 p. 100 pour le remplissage des graines, le reste venant de la plante-mère. Du 119 au 120^e j, la gousse perd 65 mg de matière sèche, alors que les graines gagnent 90 mg, soit un remplissage dû à la gousse de 72,20 p. 100. Après le 120^e j, les 6 graines augmentent de 210 mg, tandis que la gousse ne perd plus de matière sèche : les semences sont certainement capables d'une assimilation chlorophyllienne permettant d'assurer alors 11,5 p. 100 de leur remplissage.

Les phénomènes globaux, ainsi mis en évidence en 1984 chez la gousse et ses graines au cours de leur développement, subissent des variations selon les conditions climatiques et la date de semis (fig. 2). Ainsi, en 1983, année plus sèche que 1984, l'optimum de matière fraîche des graines est atteint 16 j plus tôt qu'en 1984 tandis que le poids sec maximal, identique pour les 2 années, est atteint 23 j plus tôt en 1983.

B. Germination des graines fraîchement récoltées

L'avance de végétation et de la phase de reproduction en 1983 se traduit au niveau de la germination, ce phénomène ayant lieu bien plus précocement, la capacité germinative maximale est atteinte 15 j plus tôt qu'en 1984 (fig. 3).

Il apparaît que les graines peuvent germer à de très hautes teneurs en eau puisque les premières graines germées sont visibles à 72 p. 100 en 1983 et 76 p. 100 en 1984. On observe, les 2 années, un pic de germination qui est très visible à la 2^e lecture : la teneur en eau est identique, soit 63 p. 100, la matière sèche du

Figure 2

Evolutions comparées de la matière fraîche (○, ●), de la matière sèche (△, ▲) et de la teneur en eau (□, ■) des graines de pois protéagineux (*Pisum sativum* var. « Finale ») au cours de leur développement en 1983 (○, △, □) et 1984 (●, ▲, ■). Les variations journalières de température et de précipitations durant la phase de déshydratation — phases intervenant en juillet les 2 années — sont représentées. m et M correspondent aux températures minimales et maximales journalières.

Comparison of fresh weight (○, ●), dry weight (△, ▲) and moisture content (□, ■) of protein pea seeds (*Pisum sativum*, var. 'Finale') during development in 1983 (○, △, □) and 1984 (●, ▲, ■). Daily variations of temperature and precipitation during desiccation phase (occurring in July in both years) are shown. m and M correspond to minimal and maximal daily temperatures.

grain est alors de 183 mg en 1984 et 198 mg en 1983. Ce pic de germination est suivi par une dépression de la capacité germinative, celle-ci se situant, en 1984, durant la 1^{re} étape de la phase II ; ensuite, très rapidement, on atteint la capacité germinative de 100 p. 100, la teneur en eau étant de 43 p. 100 en 1984 et de 34 p. 100 en 1983.

Figure 3

Evolution comparée des capacités germinatives des graines de pois protéagineux (*Pisum sativum* var. « Finale ») en 1983 et 1984, au cours de leur développement. Les dénombrements sont réalisés aux 5^e (□) et 10^e jours (○) en 1983 ; aux 6^e (■) et 12^e jours (●) en 1984. Les phases indiquées sont celles de 1984.

Comparison of germination capacity of immature pea seeds (*Pisum sativum*, var. 'Finale') in 1983 and 1984, during development. Results scored at day 5 (□) and 10 (○) in 1983 ; at day 6 (■) and 12 (●) in 1984. The indicated phases are those of 1984.

C. Germination des graines immatures après séchage

Des graines, plus ou moins fortement hydratées, issues de 4 prélèvements réalisés en 1984, sont mises à sécher à 3 températures (15, 20 et 35 °C) en enceinte à air renouvelé, jusqu'à l'obtention d'une teneur en eau de 14 p. 100, puis on les met à germer (tabl. 1). Il faut noter qu'à 35 °C, quelle que soit la teneur en eau initiale, quelques jours suffisent pour obtenir la déshydratation ; il faut quelques semaines à 15 et 20 °C.

TABLEAU 1

Influence de la teneur en eau initiale des graines de pois protéagineux var. « Finale » sur leur capacité germinative après séchage ventilé à 15, 20 et 35 °C ; la capacité germinative est déterminée au 12^e j de germination.

Influence of initial pea (*Pisum sativum*, var. 'Finale') seed moisture content on its own germinative capacity (at the 12th day) after aerated drying at 15, 20 and 35 °C.

Date de récolte	28.06.84			05.07.84			09.07.84			18.07.84		
Jours après semis	108			115			119			128		
Teneur en eau en %	75			62,70			57,35			22,70		
Capacité germinative à la récolte en %	8			52			44			100		
Température de séchage en °C	15	20	35	15	20	35	15	20	35	15	20	35
Capacité germinative en %	97,5	95	51	98,5	97,5	11	97,5	100	99,5	100	99	98

Lorsque les teneurs en eau sont très élevées, l'embryon très immature, un séchage à 15 ou 20 °C permet une bonne capacité germinative, supérieure aux normes de commercialisation. La température de 35 °C est néfaste aux fortes teneurs en eau, mais à partir de 57,35 p. 100, on atteint une très bonne capa-

cité germinative. On constate donc que l'on peut sécher doucement les graines immatures de pois — teneur en eau voisine de 60 p. 100 — et obtenir ultérieurement une bonne capacité germinative, ce que BEDFORD & MATTHEWS (1976) avaient déjà montré.

IV. DISCUSSION

A. Croissance de la gousse et de ses graines

Nos résultats sont proches de ceux cités par d'autres auteurs chez *Pisum arvense* L. ou *P. sativum*. Ainsi les graines ne commencent leur phase exponentielle de croissance que lorsque la gousse a dépassé la moitié de sa taille finale (ou de sa matière fraîche) comme l'ont montré FLINN & PATE (1968) chez *P. arvense* et d'autres auteurs chez *P. sativum* (HEDLEY & AMBROSE, 1980 ; MURRAY, 1983). L'augmentation de la matière fraîche des semences, chez le pois, est marquée par un arrêt de croissance — ou phase de latence — qui se produit plus spécialement au niveau de l'embryon lui-même (FLINN & PATE, 1968 ; BURROWS & CARR, 1970) : ce caractère est plus ou moins marqué selon les variétés de pois (HEDLEY & AMBROSE, 1980) et il est, chez la var. « Finale » situé, en 1984, entre le 109^e et le 112^e j lorsque la gousse atteint sa taille finale.

Certains auteurs ont décrit le développement des graines de pois en 4 étapes bien délimitées (BAIN & MERCER, 1966), d'autres en 3 (FLINN & PATE, 1968). La 3^e phase de ces derniers est dite « maturation des semences », c'est le moment où la matière fraîche des graines diminue fortement alors que leur matière sèche continue à croître : elle est semblable à la phase IV de BAIN & MERCER. Les 2 étapes de la phase II que nous décrivons sont donc les subdivisions des événements observés durant la phase III de FLINN & PATE ou phase IV de BAIN & MERCER.

Durant ces 2 étapes de sénescence de la gousse, les graines assurent 50 p. 100 de leur remplissage dont 17,60 — 19 pour FLINN & PATE (1968) — proviennent de la gousse, sans doute à raison de 25 p. 100 pour les composés carbonés et 24 p. 100 pour les composés azotés (PATE & FLINN, 1977). En 8 j — 1^{re} étape de la phase II —, en 1984, les graines accumulent 38,5 p. 100 de leur matière sèche, tous les nutriments transitant par le tégument séminal.

La maturité physiologique a été rarement définie chez le pois. Chez le soja, on estime qu'elle est atteinte lorsque la matière sèche des graines arrive à son plateau (FRASER *et al.*, 1982), soit à une teneur en eau de 55 p. 100.

Chez le pois var. « Finale », la maturité, ainsi définie, se situe au 119^e j en 1984 — 57 p. 100 d'eau — et au 103^e j en 1983 — 57 p. 100 d'eau. Si, par contre, on prend comme critère le moment d'obtention des 100 p. 100 de germination on se situe au 121^e j en 1984 (fig. 3) — teneur en eau de 43 p. 100 — et au 107^e j en 1983 — 34 p. 100 d'eau —. Il vaut donc mieux estimer la maturité physiologique par la teneur en eau de la graine au moment de l'obtention du plateau de matière sèche, soit 57 p. 100, valeur identique pour 2 années consécutives.

On estime qu'à la maturité physiologique, la graine

n'importe plus d'assimilats de la plante-mère, une zone d'abscission étant alors formée : c'est le cas chez le soja (HARRINGTON, 1972) et beaucoup d'autres espèces (TEKRONY *et al.*, 1979). En 1984, chez « Finale », au 119^e j, la libération de la gousse de la plante-mère n'entraîne pas d'arrêt de la croissance pondérale des graines, puisqu'elles gagnent encore, à partir de ce moment, 17,3 p. 100 de leur poids sec final. Ce gain, non négligeable quantitativement, influence un peu la germination (fig. 3) et beaucoup la croissance (RACHIDIAN & LE DEUNFF, 1986).

B. La germination des graines hydratées

En 1983 et 1984, la capacité germinative subit une baisse qui suggère la présence d'un inhibiteur ou de plusieurs composés retardant l'acquisition de l'aptitude à germer d'une certaine quantité de graines. On peut émettre deux suggestions, l'une basée sur la teneur en ABA, l'autre sur la présence de composés volatils.

L'ABA est un régulateur naturel qui est synthétisé et s'accumule dans tout organe ou tissu qui se déshydrate ou entre en sénescence rapidement (EZE *et al.*, 1981). Chez le soja il est produit en quantité par 2 sources : d'une part, la paroi de la gousse (NOODEN & OBERMEYER, 1981) et, d'autre part, la graine et son tégument séminal (SCHUSSLER *et al.*, 1984). Le transport préférentiel de l'ABA de la gousse vers les graines (NOODEN & OBERMEYER, 1981) amène son accumulation au niveau des graines et la diminution de la germination (CHAPMAN, 1984). Chez le pois, des événements voisins seraient présents durant la phase II, du 112^e au 120^e j ; or la germination des graines hydratées n'est pas possible lorsque la quantité d'ABA dans les embryons atteint son maximum (EEUWANS & SCHWABE, 1975). L'augmentation très rapide de la capacité germinative, à partir du 120^e j, en 1984, serait due à la disparition de l'ABA dans la graine (EEUWANS & SCHWABE, 1975) ou à sa détoxification sous forme de glycosides (NOODEN & OBERMEYER, 1981).

Le frein à la germination chez le pois n'est pas particulier. Ce phénomène est connu chez le caryopse de blé en développement (MITCHELL *et al.*, 1980) et peut

s'expliquer par la déshydratation précoce du péricarpe (KING, 1976). La capacité germinative maximale est atteinte lorsque l'ABA a disparu (Mac WHA, 1975).

En 1910, MAZE a montré que l'incapacité à germer des semences immatures de maïs (60 p. 100 d'eau) et de pois est due à la présence d'aldéhyde éthylique endogène. Ce composé volatil bloquerait l'hydrolyse enzymatique des réserves des grains, donc la germination et la croissance hétérotrophe des plantules.

C. Germination des graines déshydratées

Nos résultats montrent qu'une déshydratation lente, à des températures de 15 à 20 °C, a un effet bénéfique sur la capacité germinative de graines immatures. Une déshydratation à 35 °C ne présente un effet bénéfique qu'au-delà du 119^e j. Des résultats voisins ont été obtenus chez le haricot (MISRA & BEWLEY, 1985) et le soja (OBENDORF & WETTLAUER, 1984).

La qualité d'un lot de semences, si elle est définie par la plus haute capacité germinative possible suppose que la proportion des plantules anormales soit très faible, de même que celle des graines mortes. A partir d'une teneur en eau de 60 p. 100 les graines germent, après séchage ventilé, avec une capacité germinative qui est bonne, quelle que soit la température utilisée. Il reste à montrer que les semences séchées donnent naissance à des plantules normales susceptibles d'un bon comportement au champ ; autrement dit la teneur en eau initiale influence-t-elle la croissance des plantules ?

Reçu le 15 octobre 1985.
Accepté le 17 janvier 1986.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier les Ets CLAUDE qui ont accueilli Madame RACHIDIAN dans leurs locaux ainsi que l'Association des Etablissements multiplicateurs de semences de plantes légumineuses à grosses graines qui ont aidé financièrement l'un d'entre nous. Ils remercient aussi Mademoiselle C. BULARD (Univ. Nice) pour son aide à l'élaboration du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bain J. M., Mercer F. V., 1966. Subcellular organization of the developing cotyledons of *Pisum sativum* L. *Aust. J. Biol. Sci.*, **19**, 49-67.
- Bauer A., Urquhart A. A., Joy K. W., 1977a. Amino acid metabolism of pea leaves. Diurnal changes and amino acid synthesis from N nitrate. *Plant Physiol.*, **59**, 915-919.
- Bauer A., Urquhart A. A., Joy K. W., 1977b. Amino acid metabolism of pea leaves. Labelling studies on utilization of amides. *Plant Physiol.*, **59**, 920-924.
- Bedford L. V., Matthews S., 1976. The effect of seed age at harvest on the germinability and quality of head-dried seed peas. *Seed Sci. and Technol.*, **4**, 275-286.
- Burrows W. J., Carr D. J., 1970. Cytokinin content of pea seeds during their growth and development. *Physiol. Plant.*, **23**, 1064-1070.
- Chapman J., 1984. Evidence of a germination inhibitor in senescent soybean pod walls. *S. Afr. Tydskr. Plant Grond*, **1**, 30-31.
- Dure L. S., 1975. Seed formation. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **26**, 259-278.
- Eeuwens C. J., Schwabe W. W., 1975. Seed and pod wall development in *Pisum sativum* L. in relation to extracted and applied hormones. *J. Exp. Bot.*, **26**, 1-14.
- Eze J. M. O., Dumbroff E. B., Thompson J. E., 1981. Effects of moisture stress and senescence on the synthesis of abscisic acid in the primary leaves of bean. *Physiol. Plant.*, **51**, 418-422.

- Flinn A. M., Pate J. S.**, 1968. Biochemical and physiological changes during maturation of fruit of the field pea (*Pisum arvense* L.). *Ann. Bot.*, **32**, 479-495.
- Fraser J., Egli D. B., Leggett J. E.**, 1982. Pod and seed development in soybean cultivars with differences in seed size. *Agron. J.*, **74**, 81-85.
- Frydman V. M., Gaskin P., Mac Millan J.**, 1974. Qualitative and quantitative analyses of gibberellins throughout seed maturation in *Pisum sativum* cv. « Progress N° 9 ». *Planta*, **118**, 123-132.
- Hardham A. R.**, 1976. Structural aspects of the pathways of nutrient flow to the developing embryo and cotyledons of *Pisum sativum* L. *Aust. J. Bot.*, **24**, 711-721.
- Harrington J. F.**, 1972. Seed storage and longevity, 145-245. In T. T. Kozlowski. « *Seed Biology* », vol. 3, Academic Press, New York, 422 p.
- Hedley C. L., Ambrose M. J.**, 1980. An analysis of seed development in *Pisum sativum* L. *Ann. Bot.*, **46**, 89-105.
- Higgins T. J. V.**, 1984. Synthesis and regulation of major proteins in seeds. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **35**, 191-221.
- I.S.T.A.**, 1976. International rules for seed testing. *Seed Sci. and Technol.*, **4**, 609-743.
- King R. W.**, 1976. Absciscic acid in developing wheat grains and its relationship to grain growth and maturation. *Planta*, **132**, 43-51.
- Mac Wha J. A.**, 1975. Changes in absciscic acid levels in developing grains of wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Exp. Bot.*, **26**, 823-827.
- Maze P.**, 1910. Maturation provoquée des graines. Action antigerminative de l'aldéhyde éthylique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **151**, 1383-1386.
- Millerd A.**, 1975. Biochemistry of legume seed proteins. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **26**, 53-72.
- Misra S., Bewley J. D.**, 1985. Reprogramming of protein synthesis from a developmental to a germinative mode induced by desiccation of the axes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol.*, **78**, 876-882.
- Mitchell B., Black M., Chapman J. M.**, 1980. Drying and the onset of germinability in developing wheat grains. *Cereals Res. Com.*, **8**, 151-156.
- Murray D. R.**, 1979. Nutritive role of seedcoats during embryo development in *Pisum sativum* L. *Plant Physiol.*, **64**, 763-769.
- Murray D. R.**, 1983. Changes in free amino acid and amide composition during fruit and seed development of garden pea, *Pisum sativum* L. *New Phytol.*, **93**, 33-41.
- Murray D. R., Kennedy I. R.**, 1980. Changes in activities of enzymes of nitrogen metabolism in seedcoats and cotyledons during embryo development in pea seeds. *Plant Physiol.*, **66**, 782-786.
- Nooden L. D., Obermeyer W. R.**, 1981. Changes in absciscic acid translation during pod development and senescence in soybeans. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, **176**, 859-868.
- Obendorf R. L., Wettlaufer S. H.**, 1984. Precocious germination during *in vitro* growth of soybean seeds. *Plant Physiol.*, **76**, 1023-1028.
- Pate J. S., Flinn A. M.**, 1977. Fruit and seed development, 431-468. In SUECLIFFE J. F. & PATE J. S. « *The physiology of the garden pea* ». Academic Press, New York, 500 p.
- Prevost T., Le Page-Degivry T.**, 1985. Inverse correlation between ABA content and germinability throughout the maturation and the *in vitro* culture of the embryo of *Phaseolus vulgaris*. *J. Exp. Bot.*, **36**, 1457-1464.
- Rachidian Z., Le Deunff Y.**, 1986. Qualité des semences du pois protéagineux. 2. Suivi conductimétrique des graines au cours de leur développement : incidences du relargage des nutriments sur la croissance des plantules (à paraître in *Agronomie* 6 (7)).
- Schussler J. R., Brenner M. L., Brun W. A.**, 1984. Absciscic acid and its relationship to seed filling in soybeans. *Plant Physiol.*, **76**, 301-306.
- Sharkey P. J., Pate J. S.**, 1976. Translocation from leaves to fruits of a legume, studied by a phloem bleeding technique : diurnal changes and effects of continuous darkness. *Planta*, **128**, 63-72.
- Smith D. L.**, 1973. Nucleic acid, protein and starch synthesis in developing cotyledons of *Pisum arvense* L. *Ann. Bot.*, **37**, 795-804.
- Tekrony D. M., Egli D. B., Balles J., Pfeiffer T., Fellows R. J.**, 1979. Physiological maturity in soybean. *Agron. J.*, **71**, 771-775.
- Thorne J. H.**, 1980. Kinetics of ¹⁴C-photosynthate uptake by the developing soybean fruit. *Plant Physiol.*, **65**, 975-979.
- Thorne J. H.**, 1985. Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **36**, 317-343.