

玉米生理

山东省农业科学院玉米研究所编著



农业出版社

玉 米 生 理

山东省农业科学院玉米研究所 编著

农 业 出 版 社

玉 米 生 理

山东省农业科学院玉米研究所 编著

* * *

责任编辑 刘洋河

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168 毫米 32 开本 15 印张 384 千字

1987年5月第1版 1987年5月北京第1次印刷

印数 1—2,000册

统一书号 16144·3172 定价 3.15 元

前 言

玉米是一种重要的粮食作物，近十年来世界播种面积和总产量仅次于小麦、水稻而居第三位。在我国，据1980年统计，其播种面积仅次于水稻和小麦而居于第三位，总产量超过小麦而居第二位。解放以来，我国对玉米的科学研究工作有很大发展，所取得的成就对提高玉米产量和品质起了重要作用。为了适应当今玉米生产和科研的需要，我们在从事玉米生理研究的基础上，学习和总结了国内科研成果，并参考国外有关资料，编写了《玉米生理》一书。

玉米生理属于应用理论科学。作为一门作物生理，它必须以阐述一般植物生命活动规律的植物生理学作为理论基础，但又应与之有所区别。它应该着重从器官、个体、群体水平研究植物生理学问题，探求高产优质的基本理论，为育种和栽培提供理论依据，更直接地为生产服务。因此，本书力求突出以下特点：第一，联系实际。在论述玉米生理的基本知识时，立足于科研与生产，密切联系玉米育种、栽培及生产实际，以使本书具有较高实用价值。第二，内容丰富。本书不仅力求论述范围广泛而全面，并尽力搜集国内外的研究资料和最新成果，提供较多的例证，且材料翔实，论证周密。第三，具有一定的理论水平。虽然本书强调以上两个方面，但决不局限于具体技术措施和资料堆积，而是在总结科研成就和生产经验的基础上，进行理论概括，深入阐述玉米生理的基本理论，并能反映当前的研究水平和动向。第四，体例新颖。作物生理不能照搬植物生理学的体例，而应该有自己的特点。种植玉米的目的就是提高产量和品质。而要达到这个目的，就必须培育健壮的植株个体，充分

而协调地发挥各器官的功能；建立合理的群体结构，提高光能利用率；提供良好的环境条件，保证各种生理活动顺利进行；运用栽培育种措施，提高植株的抗逆力，克服不利条件的限制作用。因此，将本书分为四篇十章。第一篇，介绍玉米生长发育的基本规律和特点，各种器官的生理功能，器官之间的相互关系，论述如何培育健壮的植株个体，充分发挥各器官生理功能等问题。第二篇，从细胞、单叶片和群体水平介绍了玉米的光合作用和干物质生产的理论，论述了提高玉米光能利用率和产量的途径。第三篇，阐明了玉米的矿质营养和水分生理的基本理论。第四篇，阐述了玉米对环境胁迫的反应规律和提高抗逆性的途径。

本书初稿完成后，曾寄请一百多位专家审阅，1982年2月在济南召开了审稿会，郑丕尧、程炳嵩、苏祯禄、韩锦锋、陈启文、刘绍棣、刘毅志、刘佰韬、李淑秀、张瑞岐、胡昌浩、黄舜阶、鲍巨松、郑广华、林季周、李伯航、陈国平、丁希泉、佟屏亚、李济生等专家、教授提出了宝贵的修改意见，这对本书质量的提高起了很大的作用，在此深表谢意。

本书由王忠孝、高学曾、滕世云共同撰写。第一、二、三、十章由王忠孝执笔，第四、八、九章由滕世云执笔，第五、六、七章由高学曾执笔。高学曾做了全书的统稿工作。由于水平所限，书中不妥之处在所难免，敬请读者指正。

编者

目 录

第一篇 玉米的生长发育生理

第一章 玉米营养器官的生长生理	2
第一节 种子发芽生理	2
第二节 根系的生长与功能	20
第三节 茎的生长与功能	39
第四节 叶的生长	48
第五节 环境条件和栽培措施对玉米营养器官生长的影响	57
第二章 玉米的生殖生理	76
第一节 营养生长向生殖生长的转变	76
第二节 穗的分化与生长	81
第三节 籽粒的生长发育	100
第四节 籽粒生长发育过程中的生理生化变化	115
第五节 环境条件对玉米籽粒生长发育的影响	127
第三章 玉米器官之间的相互关系及其调节	138
第一节 玉米植株生长发育的基本特点	138
第二节 玉米器官间的相互关系	146
第三节 玉米器官间的同伸关系	155

第二篇 玉米的光合作用与干物质生产

第四章 玉米光合作用的过程	166
第一节 玉米光合作用的基本结构	166
第二节 玉米的光合作用过程及其特点	174
第五章 玉米单叶片的光合作用	189
第一节 影响单叶片光合作用的内部因素	190
第二节 影响单叶片光合作用的外部因素	196
第六章 玉米群体的光合作用	225

第一节	玉米群体的叶面积	225
第二节	玉米群体的光合势	232
第三节	玉米群体内的光分布	235
第四节	玉米群体的净同化率	247
第五节	提高玉米光能利用率的途径	259
第七章	玉米的干物质生产和籽粒产量的形成	270
第一节	玉米的干物质积累	270
第二节	玉米籽粒产量的形成	280
第三节	玉米籽粒“库”的构成因素	283
第四节	玉米有机物质的运输与分配	292
第五节	玉米杂种优势的生理基础	300

第三篇 玉米的水分生理和矿质营养

第八章	玉米的水分生理	317
第一节	玉米对水分的吸收和运输	318
第二节	玉米的蒸腾作用	327
第三节	玉米的需水特性	339
第四节	玉米的需水指标	351
第九章	玉米的矿质营养	358
第一节	玉米必需矿质元素的生理作用及缺素症	358
第二节	玉米对矿质元素的吸收	372
第三节	玉米对矿质元素的同化、运输、分配和再分配	385
第四节	各种矿质元素之间的相互作用	399
第五节	玉米的需肥规律	407
第六节	玉米施肥的生理指标	417
第七节	土壤水分、种植密度与施肥的关系	423

第四篇 玉米的逆境生理

第十章	玉米的抗逆性	437
第一节	玉米的寒害与抗寒性	437
第二节	玉米的旱害与抗旱性	447
第三节	玉米的涝害与抗涝性	453
第四节	玉米的盐害与抗盐性	461

第一篇 玉米的生长发育生理

玉米植株是由一些不同的器官构成的，每种器官都具有独特的生理功能。各个器官都是由各种组织构成的，每种组织又具有不同的作用，它们相互协调统一，共同执行该器官的生理功能。各种器官的外部形态特征和内部构造特点适应于各种生理功能。在执行这些生理功能时需要特定的环境条件。植株的器官虽有分工，但并不是相互孤立的，而是相互协调和制约的，形成一个统一的有机体，共同完成其生命活动。

植株及各个器官在玉米整个生活周期中，经历着一系列的生长发育过程，在每一个过程中不仅发生着形态、构造的变化，同时也发生着生理生化变化。反过来说，只有通过这些变化，才能完成生活史。这些过程具有顺序性、连续性、阶段性和不可逆性。前一个过程是后一个过程发生的基础，后一个过程是前一个过程发展的结果。每一个生长发育过程都受一系列内外因素的控制，只有满足植株在各生长发育期对各种条件的综合要求，才能顺利地完成生长发育的全过程，形成一个健壮的植株。

要实现玉米高产的目的，就要了解植株各种器官的生理功能、生长发育规律及对环境的要求。依据这些知识选择具有高产性状的品种，采取恰当的栽培措施，促控结合，协调器官间的矛盾统一关系，使植株按照人们的要求发展。以上便是本篇将要阐述的基本内容。

第一章 玉米营养器官的生长生理

第一节 种子发芽生理

一、玉米种子的构造特点

生产上所说的玉米种子或籽粒，实际上是果实，由种皮、胚乳和胚组成（图1—1）。

种皮坚硬，外面覆盖角质层，防止病菌侵入，有保护作用。种皮一般占种子重量的5—8%。种皮厚度直接影响着籽粒与外界条件的关系。

胚乳是由极核受精后发育成的内胚乳，贮有丰富的营养物质，占种子重量的80—85%。胚乳最外边一层细胞内充满了糊粉粒和蛋白质，称为糊粉层，占种子重量的8—10%。糊粉层以内分角质胚乳和粉质胚乳。角质胚乳紧接糊粉层，其蛋白质含量比粉质胚乳多，淀粉粒小，淀粉粒间充满了蛋白质和胶状的碳水化合物，故组织紧密，呈半透明状。粉质胚乳位于中央，淀粉粒大，组织疏松，不透明。一般硬粒种角质胚乳占胚乳重的60%以上，马齿种在50%以下，半马齿种介于二者之间。所以硬粒种品质好，营养价值高。

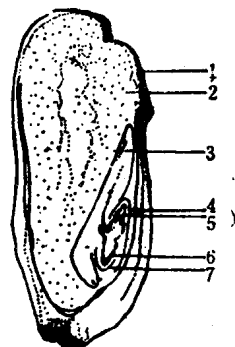


图1—1 玉米种子的纵切面

1. 籽粒皮
2. 胚乳
3. 盾片
4. 胚芽鞘
5. 胚芽
6. 胚根
7. 胚根鞘

胚由受精卵发育而成，是玉米植株的雏型。在禾谷类作物中，玉米的胚最大，一般占种子重量的10—15%，个别的达20%。玉米

的胚由盾片、胚芽、胚轴、胚根组成。玉米的盾片实际上是内子叶，贮藏丰富的营养物质。盾片着生于胚轴的旁侧，为一大而侧生结构，远离胚轴的一面为上皮细胞，紧靠胚乳。胚芽生于胚轴的顶端，生长点为重叠的胚叶所覆盖，包在最外面的为胚芽鞘。胚叶在种子形成过程中就形成了，数量因品种而异，一般发育良好的种子内有4—6片，早熟种比晚熟种少。胚根位于胚轴的下端，被胚根鞘包围着。玉米的胚轴很短。茎部维管束和根部维管束的结构不同，胚轴则是根茎维管束的主要转位区。

玉米籽粒的营养成分因品种而不同，同一品种由于气候条件或栽培措施不同也略有变化。据北京市农业科学院分析（表1—1），玉米营养成分中，淀粉含量最多，占干重的70%左右，其次是蛋白质，占9—11%，油分含量虽少（4.1—5.2%），但也比其它禾谷类作物

表 1—1 玉米籽粒营养成分的含量（占干重%）

（北京市农业科学院，1975）

品 种 类 型	蛋 白 质	油 分	淀 粉	糖 分
中晚熟杂交种	9.3—9.9	4.1—5.0	67.8—73.6	1.4—1.6
早熟杂交种	9.3—11.4	4.2—5.1	68.5—72.7	1.4—1.7
中晚熟品种	9.5—9.8	4.5—5.2	70.9—72.5	1.2—1.5

多（小麦为1.4%左右，糙米为2%左右）。籽粒中还含有纤维素、矿物质、维生素等。一般每100g玉米籽粒中含有纤维素1.5g，矿物质1.5g，维生素B₁0.49mg，维生素B₂0.1mg，尼克酸2.3mg。黄粒玉米中还富含维生素A和胡萝卜素，白粒玉米中含量甚微或没有。籽粒不同部分的营养成分含量不同，胚乳含淀粉最多，达80%以上。胚内含油量最高，约占胚重的30—54%。玉米油中不饱和脂肪酸含量高，营养价值高，有降低胆固醇的作用。因此，选育胚大、含油率高的品种，对于提高玉米的营养价值具有重要意义。种皮的

营养价值很低，蛋白质约占3%，油分约1%。

玉米籽粒中含有氨基酸和酰胺的种类比较多。玉米类型不同，氨基酸含量也不一样（表1—2）。普通玉米中赖氨酸、色氨酸、蛋氨酸、组氨酸等含量很少，而赖氨酸却是人和动物所必须的。奥帕克-2(O₂)和弗洛里-2(fL-2)基因型玉米的赖氨酸含量较高，但其产量较低，所以，有必要培育高产、高赖氨酸含量的玉米新品种。

表 1—2 玉米籽粒的氨基酸成分及其含量

(脱脂后, g/100g蛋白质)

氨基酸	普通玉米	奥帕克-2	弗洛里-2
谷氨酸	9.4—26.0	8.0—19.9	8.5—20.8
亮氨酸	14.3—16.1	8.0—11.6	10.5—12.0
赖氨酸	2.0—3.0	3.4—5.0	3.2—4.8
色氨酸	0.6—0.9	0.7—1.7	0.6—1.5
组氨酸	2.6—2.9	2.7—3.5	1.1—2.9
精氨酸	3.8—4.9	5.1—7.2	4.3—6.3
天冬氨酸	6.0—9.2	8.8	10.5
酥氨酸	3.8—4.1	3.8	4.1
丝氨酸	5.6—6.0	4.7	5.2
脯氨酸	8.9—10.6	7.2—9.4	7.5—8.8
甘氨酸	4.7—5.5	5.1	4.7
丙氨酸	8.1—12.4	6.0—7.0	6.8—8.2
半胱氨酸	1.7—1.9	1.8—2.4	1.6—2.7
缬氨酸	5.3—5.7	5.2	5.0
蛋氨酸	1.3—3.0	1.9—2.4	3.0—3.4
异亮氨酸	3.6—4.2	3.4	4.0
酪氨酸	3.0—5.2	4.2	4.6
苯丙氨酸	4.2—5.8	4.4	5.2
蛋白质(%)	10.5	9.0	17.0

(据《玉米遗传学》，寒川喜三郎、刘士杰等的资料)

二、种子萌发出苗的过程

所谓种子萌发，是指胚由相对静止状态恢复到活跃状态，长出独立的新个体的过程。萌发过程实际上是胚细胞一系列生理生化变

化和形态转变的综合表现。玉米种子萌发出苗，大体经历吸胀、萌动、发芽、出苗四个连续阶段。

(一) 吸胀

胚和胚乳中含有大量的蛋白质、淀粉等亲水胶体，风干后具有很强的吸水能力。整个种子表面水分都能进入，尤其靠近胚部更易进入。种子浸水后吸水很快，开始1—6小时吸水量呈直线上升，吸胀6小时后，种子含水量可达25%以上，以后增加缓慢，最后吸水量可达风干种子重的35—37%。种子吸水后种皮软化，体积膨大，氧气容易进入，为加快种子生命活动提供了条件。吸胀过程是种子萌发的第一步，但并不是所有具有吸胀作用的种子都能发芽。因为吸胀是一种物理现象，死种子、无发芽能力的种子也含有亲水胶体，也会吸水膨胀。所以，有些种子吸水后，胚根膨大，破皮而出，但不能继续生长，这是一种假萌发现象。需要指出，纯物理的吸胀作用，可能几小时内就会结束，只有活种子才能继续吸水，这与继续吸水需要呼吸供给能量有关。

(二) 萌动

随着吸胀作用的进行，种子内自由水含量增加，胶体状态发生变化，酶活性增强，代谢旺盛。这时胚乳、盾片内进行着分解代谢，贮藏的大分子营养物质被分解为简单的可溶性的小分子物质运往胚，并释放出能量；胚则进行旺盛的合成代谢活动，把简单的小分子物质合成为蛋白质、核酸、纤维素等细胞结构成分，使细胞迅速分裂扩大。伴随着上述代谢活动，胚根鞘首先扩大，胚根伸长，穿破种皮，此为初生胚根。这个过程叫做萌动，又称露白。在适宜条件下，玉米种子浸水后24小时左右，即可看到萌动现象。

(三) 发芽

胚根露出1—2天后，胚芽突破种皮，长出幼芽。一般胚根长度约与种子相等，胚芽约等于种子长度的一半时，作为发芽的标准。

(四) 出苗

种子发芽后，初生胚根扎入土中，同时长出3—7条初生不定根（次生胚根）。由于中胚轴和胚芽鞘的伸长，幼芽向上升起。胚芽鞘象锥形，着力点集中，顶土能力比大豆、花生大。当胚芽鞘钻出土面后，不久即枯死。此时，第一片真叶从胚芽鞘孔中长出、展开。这个过程叫做出苗，一般把幼苗高约3cm作为出苗的标准。

在发芽过程中，种子各部分的变化和作用不同。胚乳内的营养物质逐渐被分解，转移至胚，供其生长，直至幼苗出土养料被耗尽为止。盾片贮藏的营养物质也供给胚和其它部分生长，但其更重要的作用是消化、吸收和运输胚乳中的养分。它连接胚乳的上皮细胞，在种子吸胀后也膨大延长，并分泌一些酶类来分解胚乳中的营养物质，并将这些营养物质吸收、转运给正在生长的胚根和胚芽。幼苗出土后，盾片仍留在土中，直至养分耗尽。胚根是发芽过程中最活跃的器官之一，突破种皮而成初生根，以后产生根毛和侧根，并与初生不定根组成初生根系（胚根系），成为吸收水分和养分的主要器官。胚芽鞘是胚芽的保护器官，在出苗过程中，起保护和帮助幼芽出土的作用。胚芽鞘生长并不是分生组织细胞分裂的结果，而是胚性细胞吸水引长的结果。胚芽鞘的绿色薄壁组织内含有叶绿体，虽能进行光合作用，但为时很短。胚轴对幼芽出土起着向上“顶推”的作用。种子吸胀后，由于盾片节以上的居间分生组织的活动，中胚轴开始伸长，使胚芽鞘突破种皮往上升起，把胚芽顶推出土面后，胚轴伸长停止。出苗后，把伸长的胚轴叫做茎（根茎）（图1—2）。一般地说，播种

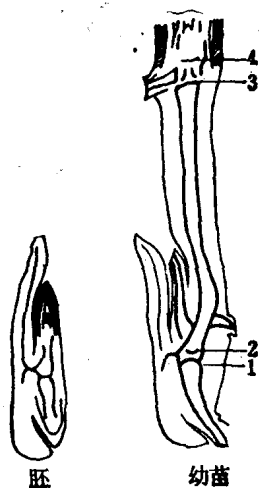


图1—2 玉米胚及幼苗的纵切面

1. 根茎转位(节) 2. 盾片节
 3. 胚芽鞘节 4. 主茎第一节
- 2—3之间为中胚轴(根茎) (李扬汉, 1979)

深，根茎长。在苗期，根茎起着运输水分和营养物质的作用，随着初生根系作用的减弱，它的重要性也逐渐降低。胚芽是出苗过程中合成代谢和生长最旺盛的部分。胚芽露出地面后，胚叶不断伸出、展开，生长点不断分化出茎节和新叶。拔节前，生长点仍处在土壤表层下，各叶腋内分化出幼芽，形成分枝。因此，发芽后胚芽逐渐发展成为高大的植株。

三、种子萌发过程中的生理生化变化

休眠种子的生命活动很微弱。种子一旦吸水膨胀，不仅形态发生了明显变化，而且内部的生理生化活动也显著地活跃起来。主要表现是：呼吸增强，激素活性提高，有机物质迅速地转化等。

(一) 呼吸增强

休眠种子呼吸强度很低。种子吸胀后，随着含水量的增加，酶活性大大增强，呼吸强度越来越高，特别是在较高温度下，提高得更显著（表 1—3）。呼吸作用虽然是一个异化分解过程，但对种子萌发出苗却具有重要意义。Woodstock, L. W. 等（1967）曾观察到，玉米种子萌发期间的呼吸强度与幼苗生长呈显著正相关，而呼吸商（RQ）与幼苗生长呈高度负相关。因为，一方面，在呼吸过程中释放出来的能量，可以推动种子的其它生命活动，如推动合成

表 1—3 不同含水量的玉米种子在不同温度下的呼吸强度

($\text{mgCO}_2/(\text{100g干重}\cdot\text{24h})$)

含水量 (%)	温 度 (°C)		
	5	15	25
14	2.0	10.2	28.0
17	6.0	24.5	37.6
19	21.6	30.4	73.6
25	30.4	36.8	113.6
30	80.0	130.4	168.8

(引自吴绍骥等,《玉米栽培生理》)

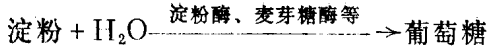
新细胞的结构物质，促进细胞分裂、生长，克服土壤阻力，促进幼芽出土和根系下扎；促进对水分和矿质营养的吸收等等。另一方面，呼吸基质在分解过程中，产生许多活跃的中间产物，如磷酸葡萄糖、丙酮酸、丙糖、 α -酮戊二酸、草酰乙酸等，它们是合成新的复杂的有机物的原料。如有些有机酸与氨结合形成氨基酸，氨基酸进一步合成蛋白质、酶及原生质等。因此，呼吸作用是发芽出苗过程中的代谢中心。创造良好条件，适当促进呼吸，是保证顺利出苗的基础。当然，呼吸消耗过多，对种子萌发和培育壮苗也是无益的。

(二) 有机物质的转化

玉米种子中的有机物质有两大类，一类是贮藏的营养物质，如淀粉、糖、蛋白质、脂肪等；另一类是结构物质，如组成细胞的纤维素、蛋白质、类脂、核酸等。种子萌发过程中，这两大类物质都发生强烈变化。不同器官、不同部位的变化状况不同。总的特点是：贮藏物质逐步被分解利用，结构物质逐步增加；胚根和胚芽以合成结构物质为主，重量不断增加，胚乳和盾片等贮藏器官趋向分解，重量逐渐减轻。据测定，在萌发8天内，可溶性糖由萌发前占干重的2.5%增加到15.6%，半纤维素由萌发前的30.7%减少到11.1%；脂肪含量缓慢下降；全氮量和灰分基本上没有什么变化。

1. 碳水化合物的转化 在种子萌发过程中，首先被利用的是胚中的淀粉，然后才是胚乳中的淀粉。分解淀粉的酶有淀粉酶（ α -淀粉酶和 β -淀粉酶）。淀粉磷酸化酶和R-酶。 β -淀粉酶存在于胚乳中， α -淀粉酶在种子吸胀后才被激活或重新合成。萌发时，赤霉素对淀粉酶的形成起着重要的作用。随着种子萌发，淀粉酶活性逐渐增强，发芽第八天 β -淀粉酶活性最高；第十一天 α -淀粉酶活性达最大值；到发芽第十二天，淀粉酶活性提高了23—24倍。淀粉分解有以下两种方式。

第一，水解。这是淀粉分解的主要形式，起作用的水解酶主要有淀粉酶和麦芽糖酶，淀粉是在其共同作用下水解成葡萄糖的。

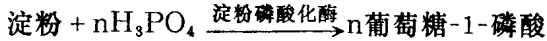


α -淀粉酶和 β -淀粉酶都只能断裂淀粉链的 α -1, 4-苷键。 α -淀粉酶可断裂淀粉分子内部的 α -1, 4-苷键, 故又称内淀粉酶, 它作用于直链淀粉和支链淀粉时, 将其分解成糊精。 β -淀粉酶只能从淀粉链的非还原性端开始, 每次切割下一个麦芽糖分子。它能完全分解直链淀粉, 而对支链淀粉, 则不能跨越分枝, 分解到分枝处即停止。所以, β -淀粉酶分解支链淀粉时, 其产物有麦芽糖和 β -极限糊精。

α -淀粉酶和 β -淀粉酶都不能断裂支链淀粉的 α -1, 6-苷键, 它必须由R-酶(又叫异淀粉酶或淀粉-1, 6-葡萄糖苷酶)来断裂。淀粉酶降解所产生的具有 α -1, 6-连接的分枝糊精, 在R-酶的作用下, 进一步降解为麦芽糖。

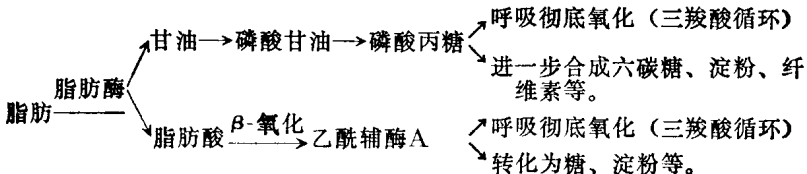
麦芽糖为双糖, 在麦芽糖酶的作用下, 水解成葡萄糖。葡萄糖可以参与呼吸代谢, 或转化成其它结构物质供根、芽生长之需。

第二, 磷酸解。淀粉在淀粉磷酸化酶的作用下, 分解成葡萄糖-1-磷酸。



淀粉磷酸化酶可以分裂 α -1, 4-苷键, 可将直链淀粉完全分解成葡萄糖-1-磷酸, 而对支链淀粉却只能分解其大部分。

2. 脂肪的转化 脂肪分解的产物也是胚生长所需物质和能量的重要来源。种子吸胀后, 脂肪酶活性提高。脂肪在脂肪酶的作用下, 水解成甘油和脂肪酸。甘油经过磷酸化后, 变为磷酸丙糖。磷酸丙糖可以进入呼吸过程, 被彻底氧化分解; 也可以转化为糖和淀粉。脂肪酸也被逐步分解, 形成乙酰辅酶A(乙酰-CoA)。乙酰-CoA再进入呼吸过程, 被氧化分解, 也可以转化为糖。



3. 蛋白质的转化 玉米胚中的蛋白质主要为结构蛋白，胚乳中的蛋白质则是贮藏蛋白。据寒川喜三郎等(1975)测定(图1—3)，玉

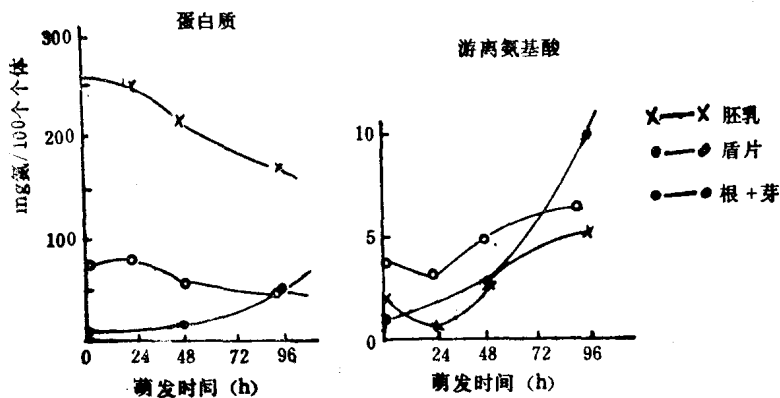


图1—3 玉米种子发芽过程中各部位蛋白质和游离氨基酸含量的变化
(寒川喜三郎等, 1975)

米种子开始萌动后，胚乳中的蛋白质一直在减少，胚中的蛋白质却在增加。不过，胚乳中蛋白质减少量要比胚中的增加量多得多。盾片中的蛋白质在萌发24小时后，才略有减少。这说明，种子吸胀后胚乳中的蛋白质首先被分解利用，胚却在旺盛地合成着蛋白质。吸胀后，胚乳和盾片中游离氨基酸的含量迅速下降，24小时以后，随着胚乳和盾片中蛋白质的分解，又急剧上升，根和芽中游离氨基酸的含量则一直在增加。

蛋白质的分解是在蛋白酶和肽酶的共同作用下完成的。种子吸胀后，蛋白酶和肽酶的活性大大增强。蛋白质在蛋白酶的作用下，水解成多肽。多肽在肽酶的作用下，水解成氨基酸和其它含氮化合物。各种氨基酸被转运到胚，在酶的催化下重新排列、组合，合成新的蛋白质，进一步形成原生质和酶等。有些氨基酸经过转氨基作用，与其它有机酸形成了新的氨基酸。