

не. После наполнения склад и выгруженена полностью  
400 мм от пола  
мена, вымоченны ячейки и со-  
сю сразу использу-  
ином технологиче-

терь семян при их  
нию семян с боко-  
использованию  
менению остав-  
ной массы необ-  
новременным вне-

последователь-  
семян борщевика  
ния, закономер-  
ко-механическими  
главный результат  
устранение ручного  
и после их уборки  
обработки -

нологии механи-  
риала, неизбеж-  
но проводить в  
тиках.  
елесообразно одно-  
зонтиков с по-  
ием надземной

## Глава 7

### АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗАРОДЫША И ЭНДОСПЕРМА В ПРОЦЕССЕ СТРАТИФИКАЦИИ

В природе существует большая группа растений, относящихся к 38 семействам, с недоразвитым зародышем (Грушвицкий, 1960). Семена их в целом исследованы очень мало. Объясняется это тем, что процессы развития зародыша в опавшем с материнского растения семени обычно не изучаются эмбриологами, они ограничиваются исследованием этапов эмбриогенеза вплоть до созревания семени на растении. Морфологи исследуют, как правило, этапы морфогенеза начиная с прорастания семени (Грушвицкий, 1960). Поэтому представляется интересным проследить характер развития зародыша эндосперма с периода отделения семени от материнского растения до его зрелости и прорастания в почве. Недоразвитие проявляется в недостаточном или полном отсутствии дифференциации зародыша в период созревания плода. Все семена с недоразвитым зародышем имеют ряд общих черт в своей биологии: потребность длительной стратификации, также потребность в периоде, в ходе которого зародыш удлиняется, иногда в десятки раз, увеличивает свой объем в сотни раз и т.д., обретает типичную морфологическую и анатомическую дифференциацию (Грушвицкий, 1960). Для дальнейшего развития такие семена требуют какого-либо способа нарушения покоя с помощью химических или физических воздействий. Достаточно подробно эти сведения изложены в "Справочнике по проращиванию покоящихся семян" Николаева и др. (1985), представляющем первую в мире сводку особенностях прорастания покоящихся семян 3000 видов растений из различных географических зон земного шара. Семена с недоразвитым зародышем могут сохранять жизнеспособность в течение длительного времени без прорастания, что представляет собой очень важное приспособительное свойство растений и создает условия для сохранения вида (Николаева, 1967). В практической работе для вывода семян из состояния сложного морфофункционального покоя прежде всего необходимо действие низких температур с различным режимом их смены при достаточном увлажнении. Влиянием этих условий происходят существенные физиологические и анатомо-морфологические изменения — дозревание покоящегося зародыша семени, переход питательных веществ эндосперма в форму для усвоения зародышем форму (Крокер, Бартон, 1955).

Сказанное выше в полной мере относится к семенам борщевика, которые, по данным ряда исследователей (Stokes, 1953a; Баркова, 1966, 1971; Моисеев и др., 1975; Скупченко, Моисеев, 1976; Сацьперова, 1984), имеют недоразвитые зародыши, находящиеся в глубоком сложном морфофункциональном покое. Причем данный тип покоя представляет наибольшие трудности для его преодоления, поскольку физиологический механизм торможения контролирует не только прорастание семени, но и доразвитие зародыша.

семени, отделенном от материнского растения (Николаева, 1967). Обработка семян гибберелловой кислотой и кинетином не выводит их из состояния покоя (Разумова, 1978). При весеннем посеве такие семена всходов не образуют. Стокс (Stokes, 1952a, 1953a, 1953b) изучала развитие прорастающего семени борщевика и выяснила физиологическую сущность семян с недоразвитым зародышем, не прорастающим без стратификации, в результате которой становятся доступными запасы эндосперма для растущего зародыша.

Семена борщевика с недоразвитым зародышем характеризуются низкой активностью дыхательных и гидролитических ферментов и незначительным содержанием физиологически активных веществ. В процессе холодной стратификации в семенах наблюдается увеличение активации окислительных и гидролитических ферментов (Иванова, 1966, 1971).

Сведения об анатомо-морфологических и структурно-функциональных изменениях частей зародыша и ткани эндосперма семян борщевика в процессе стратификации малочисленны. Изучение этих аспектов представляет большой интерес для выяснения механизмов дозревания и прорастания семян с недоразвитым зародышем и необходимо для семеноводства этой культуры. С целью выяснения структурно-функциональных преобразований семян борщевика Сосновского при подготовке к прорастанию выполнено гистологическое и цитологическое исследование зародыша и эндосперма в процессе стратификации.

### 7.1. Строение зародыша и эндосперма зрелого семени (до стратификации)

Плод борщевика — колонковый вислоплодник, дробный, а доли, на которые он распадается, — мерикарпии. Длина зародышей семян центрального зонтика к моменту полного созревания колеблется от 1.2 до 1.4 мм и составляет 19% от длины семени (табл.—вкл. XIУ, А).

Зародыш недоразвит, прямой, с очень мелкими слаборазвитыми семядолями, зачатками стеблевого апекса, гипокотилем, корешком. По классификации, предложенной И.А. Ивановой (1968), зародыш борщевика можно отнести ко второй стадии "торпеды", что соответствует величине семядолей, составляющих 50% от длины зародыша, и формированию стеблевого апекса, гипокотиля, корневого апекса и корневого чехлика; в семядолях и гипокотиле наблюдаются прокамбимальные тяжи. Семядоли узкие, уплощенные, длиной 570 мкм, что составляет 40.8% от длины всего зародыша. Зародыш в эндосперме расположен так, что основание семядолей лежит на линии, перпендикулярной плоскости уплощения семени. При стратификации ориентация его не меняется: такое положение зародыша, по-видимому, наследственно и обеспечивает благоприятные условия для продвижения и плоскостного роста семядолей в эндосперме в процессе доразвития.

Семядоли в основании имеют С-образное сечение, по толщине и ширине равны соответственно 26 и 92 мкм (табл.-вкл. ХУІІ, В). На осевом продольном срезе обнаруживается расширение семядолей у основания. Они дифференцированы на однослойный эпидермис и инициальные слои мезофилла. Последний представлен многогранными изодиаметрическими клетками диаметром 10.2 мкм. Из гипокотиля в семядоли отходят по три проваскулярных пучка, которые в средней части семядолей ветвятся, пронизывая мезофилл в поперечном направлении. Гипокотиль цилиндрический, округлого сечения, диаметром 57.6-67.2 мкм.

Апекс стебля имеет диаметр основания 124.0 мкм (табл.-вкл. ХІУ, Б). Форма его в этот период уплощенная, имеется небольшое возвышение в центральной части. Поверхность его гладкая. Клетки туники крупные, размером 14.8-17.6 мкм, с большими ядрами.

Корень зародыша созревшего семени прямолинейный, круглого сечения. Наибольшее сужение корешка наблюдается от середины в сторону чехлика (табл.-вкл. ХУ, А). Ткани корешка дифференцированы на первичную кору и центральный цилиндр. Эпидермис состоит из плотно сомкнутых клеток прямоугольного сечения, вытянутых в направлении оси корешка, с коэффициентом прозенхимности около 2.3. Первичная кора толщиной 80 мкм, сложена 9-10 слоями прямоугольных клеток, некоторые вытянуты в радиальном направлении, с прозенхимностью 1.3. Клетки коры менее пиронинофильны, чем клетки эпидермиса и центрального цилиндра. Последний составляет 25.1% площади поперечного сечения зародышевого корешка, клетки его вытянуты параллельно оси корня и меньше по размеру, чем в коре. Корневой чехлик в осевом измерении корня сложен 11-13 слоями клеток.

В нестратифицированном семени клетки на срезах, сделанных в периферийной части эндосперма, неоднородны по своей структуре. В микропилярной зоне, окружающей зародыш, обнаружены клетки с густой пиронинофильной цитоплазмой. Во многих клетках эндосперма встречаются кристаллы оксалата кальция (табл.-вкл. ХУІІ, А, Б).

На границе с зародышем клетки эндосперма содержат по 10-12 более мелких кристаллов (рис. 14, А), чем в клетках центральной и периферической частей эндосперма. Следует отметить, что с увеличением размеров кристаллов их общее число в клетке уменьшается. Кристаллы представлены в основном в виде друз сферической формы, но изредка встречаются и одиночные призматические стилобиды.

В боковых, центральных и в халазальных частях эндосперма содержится незначительное количество пиронинофильных клеток. Большая часть их имеет слабоокрашивающийся основными красителями протопласт, почти прозрачный, с высоким коэффициентом преломления света.

В медианных срезах микропилярной зоны эндосперма до стратификации семени также обнаруживается большое количество темно-окрашенных клеток, заполненных незначительным количеством кристаллов. На срезах периферийной, или боковой, части эндосперма

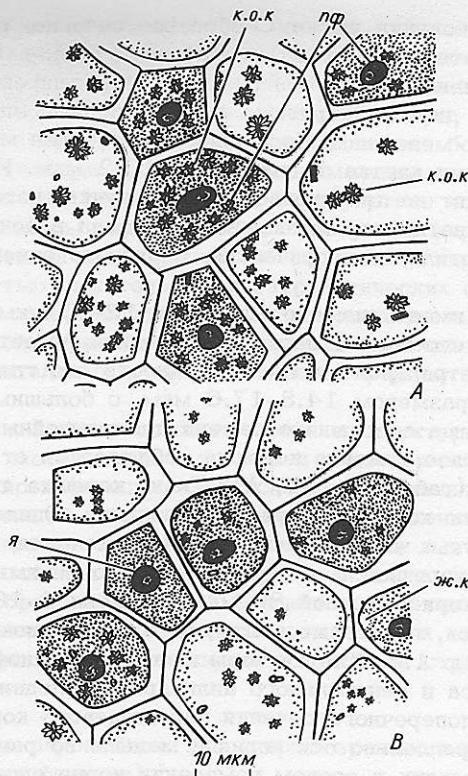


Рис. 14. Участки срезов эндосперма семени до стратификации.

А – клетки микропилярной и В – клетки периферической зон поверхностных срезов, Б – клетки микропилярной и Г – клетки периферической зон медианных срезов. ж. к – жировые капли, к. о. к – кристаллы оксалата кальция, о – оболочка, пф – пиронинофильные клетки, я – ядро.

обнаруживается широкий слой пиронинофильных клеток с редко встречающимися в них кристаллами (рис. 14, В, Г). В клетках центральной и халазальной частей эндосперма кристаллы почти отсутствуют. Наряду с пиронинофильными клетками в медианных слоях обнаружены клетки с каплями жира в цитоплазме (рис. 14, Б, Г).

Между средними значениями площадей сечения протопластов и клеток вместе с оболочками микропилярной и центральной зон медианных срезов установлена достоверная разница. Площадь сечения клеток микропилярной части, непосредственно окружающих зародыш, наибольшая. Следует отметить, что клетки медианных срезов эндосперма микропилярной, центральной и халазальной частей намного крупнее клеток поверхностных слоев этих зон. Клетки боковой части поверхностных и медианных срезов не отличаются по размерам

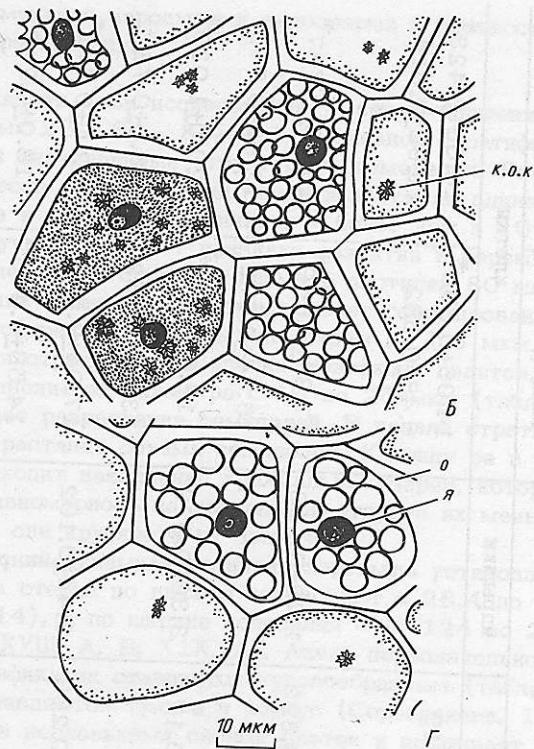


Рис. 14 (продолжение).

(табл. 13). Ядра в отдельных клетках медианных и поверхностных срезов эндосперма хорошо окрашиваются по Браше и четко наблюдаются только в клетках с активно окрашенной цитоплазмой.

Гистохимической реакцией на срезе зрелого семени обнаружено неодинаковое содержание белков в клетках различных зон эндосперма. В микропилярной зоне и частично в центре семени некоторые клетки эндосперма окрашиваются кислым фуксином в розовый, темно-розовый и темно-бордовый цвета, что свидетельствует о наличии повышенного количества белковых соединений, но таких клеток немного. Основная масса их либо совсем не дает положительной реакции на запасной белок, либо эта реакция выражена слабо.

В эндосперме зрелого нестратифицированного семени наряду с белками имеются другие запасные вещества, в частности жиры, установленные гистохимически суданом III. Как правило, клетки наряду с жирами имеют кристаллические включения. В клетках эндосперма семян борщевика крахмала не обнаружено (реакция І-КІ).

Таблица 13

Изменение диаметров (мкм) клеток, ядер, ядрышек зародыша в процессе стратификации

Дата фиксации	Семядолиевые листья			Зародышевый корень	
	клетки	мезофилии	ядра	ядрышки	клетки
Семена до стратификациии	10.16±0.496	4.8±0.219	—	14.96±0.358*	16.08±0.423*
После стратификации:				6.48±0.552	11.92±0.514
20 сут	19.92±1.246*	6.10±0.823	1.72±0.118	17.84±0.969*	19.88±0.787*
	13.44±0.836	—	—	15.44±0.672	12.96±0.543
	21.68±0.923*	8.76±0.174	3.36±0.079	18.6±0.208*	20.0±1.039*
60 "	15.32±0.872	—	—	13.76±0.762	16.0±0.781
	22.16±1.331*	8.56±0.206	3.44±0.102	17.04±0.560*	22.0±0.471*
80 "	19.04±0.879	—	—	14.56±0.443	18.0±0.715
	25.84±1.092*	8.4±0.259	3.84±0.120	—	34.88±0.947*
110 "					

Примечание. Звездочкой отмечен больший диаметр, остальные величины — меньший.

## 7.2. Изменения зародыша и эндосперма в процессе стратификации

Как показали наши исследования, у семян борщевика Сосновского, подвергнутых 20-, 60-, 80- и 110-дневной стратификации, обнаруживаются значительные структурные изменения. Размеры семядолей в процессе стратификации увеличиваются по длине через 60 сут в 3 раза, а к концу стратификации – более чем в 10 раз. Прокамбимальные пучки проявляют признаки развития в первый срок фиксации. В последующие сроки их диаметр достигал 80 мкм. К концу стратификации проводящая система имеет сформированные элементы ксилемы – спиральные сосуды диаметром до 7.8 мкм.

Во время стратификации клетки мезофилла делятся, происходит также увеличение их диаметра с 10 до 25 мкм (табл. 14), что обусловливает разрастание семядолей. В начале стратификации идет активное нарастание объема семядолей. К концу ее в клетках мезофилла происходит накопление крахмальных зерен, которые распределены неравномерно – на дорсальной стороне их меньше, а на вентральной они крупнее и их больше.

При изучении динамики развития зародыша установлено, что размеры апекса стебля по высоте возрастают с 26.4 до 144 мкм (см. табл. 14), а по ширине основания – с 124 до 262 мкм (табл.-вкл. ХVIII, А, Б; ХIX, А). Апекс первоначально плоский, к концу стратификации становится куполообразным (табл.-вкл. ХIX, Б). В апексе выявляются туника и корпус (Серебрякова, 1963). Туника сложена несколькими слоями клеток и покрывает корпус, в котором регулярная слоистость не выделяется. Через 60 сут стратификации наблюдается инициация листовых примордииев, через 80 сут примордии значительно увеличиваются, а к концу стратификации они превышают по длине высоту апекса более чем в 2 раза. На всех этапах развития зародыша меристематические клетки апекса обладают высокой способностью окрашиваемости цитоплазмы пиронином, что свидетельствует о процессах синтеза РНК.

В период стратификации гипокотиль увеличивается с 57.6 до 208.0 мкм по длине и в 2 раза по диаметру. Через 20 сут стратификации в нем дифференцируются инициали новой гистологической зоны – сердцевины стебля, насчитывающей на срезе 7–8 осевых слоев клеток изодиаметрической формы. Инициальные клетки сердцевины слабее окраиваются пиронином, чем остальные клетки гипокотиля.

Зародышевый корень до выхода из семени к 80-м суткам стратификации увеличивается по длине с 370.0 до 1235.0 мкм, по диаметру в среднем сечении – с 310.4 до 524.8 мкм, а по площади сечения – в 2.8 раза (табл.-вкл. ХIX, В; ХХ, А, Б). Однослойный эпидермис состоит из крупных прямоугольных клеток, которые также увеличиваются и имеют высокую пиронинофилью цитоплазмы. За весь период стратификации происходит постепенное нарастание толщины первичной коры корня с 80.0 до 150.4 мкм. Клетки первичной коры в течение всего периода слабее окраива-

Таблица 14

Изменение линейных размеров (мкм) структур развивающегося

Сроки фиксации семян	Семядольные листья			Гипокотиль		Апекс	
	длина	поперечное сечение		длина	диаметр		
		ширина	толщина				
Семена до стратификации	571.2	92.4	26.4	57.6-67.2	323.2	26.4	
После стратификации:							
20 сут	678.3	-	-	80.0	400.0	35.2	
60 "	1477.3	644.0	168.0	102.0	435.0	64.0	
80 "	1662.6	982.4	262.4	137.6	448.0	128.0	
110 "	6240.0	1096.3	-	208.0	697.2	144.0	
Кратность увеличения частей зародыша в процессе стратификации	>10.9	>11.8	>9.9	>3.3	>2.1	>5.4	

ются по Браше, в ней наблюдаются комплексы по 2–5 клеток. По данным М.М. Лодкиной (1966; Лодкина и др., 1971), аналогичные комплексы клеток наблюдались в первичной коре корешков зародышей клена татарского и у бересклета европейского. Следует отметить, что клетки первичной коры прямоугольные и имеют тенденцию к увеличению по длине с 16.08 до 25.0 мкм. В конце стратификации они имеют очень крупные ядра и ядрышки. Клетки коры, также как и клетки мезофилла семядольного листа, заполнены крахмальными зернами. В центральном цилиндре наблюдаются изменения, аналогичные первичной коре: диаметр его увеличивается со 150.0 до 214.0 мкм. Цилиндр сложен по диаметру 25–26 осевыми слоями клеток.

Корневой чехлик у нестратифицированного зародыша высотой 64.0 мкм, через 20 сут стратификации он увеличивается до 92.8 мкм. В пределах последнего размера чехлик остается до конца стратификации, не обнаруживая изменения числа клеточных слоев (табл.-вкл. ХХ1, А, Б).

Итак, рассмотренный процесс внутрисеменного развития зародыша борщевика Сосновского свидетельствует о значительном росте его в этот период, сопровождающемся глубокой анатомо-морфологической перестройкой. Аналогичные сведения получены при исследовании влияния низких положительных температур на эмбриональное развитие семян борщевика *Heracleum sphondylium*, у которого после 9 недель стратификации масса зародыша увеличилась в 25 раз по сравнению с первоначальной (Stokes, 1952а).

Формирование эндосперма зонтичных, а также синтез и накопление в его клетках запасных питательных веществ изучались мно-

зародыша в процессе стратификации

стебля		Зародышевый корень						
диаметр	длина	диаметр					высота корневого чехлика	
		в зоне под гипокотилем	в середине корня	в р-не апекса корня	первичной коры	центрально-го цилиндра		
124.0	355.2-384.0	323.2	310.4	214.4	80.0	144.0-160.0	64.0	
172.8-	585.6	403.2	419.2	294.4	112.0	172.8	92.7	
185.6								
185.6	838.4	444.8	524.3	320.0	140.8	176.0	92.6	
160.0	1235.2	448.0	524.8	320.0	150.4	214.4	92.8	
131.2	-	-	-	-	-	-	-	
>1.1	>3.3	>1.3	>1.7	>1.5	>1.9	>1.4	>1.5	

гими авторами (Худяк, 1963, 1966; Кордюм, 1966, 1967). Установлено, что запасные питательные вещества в эндосперме представлены жирами и белками в форме алейроновых зерен двух типов: I тип — алейроновые зерна с кристаллами оксалата кальция, II тип — алейроновые зерна с глобоидами.

За время стратификации происходят глубокие качественные и количественные изменения в клетках эндосперма борщевика. Морфометрическим анализом клеток идентичных зон поверхностных и медианных срезов эндосперма установлен их специфический характер преобразования. Так, например, в микропилярной и боковой частях поверхностных срезов нестратифицированного семени клетки имеют небольшие размеры, после набухания они значительно увеличиваются в объеме (рис. 15, А-Г; табл.-вкл. ХХ1, В, Г). Клетки на срезах центральной части эндосперма в поверхностных слоях также сильно увеличиваются к 60-м суткам стратификации.

Для халазальной части эндосперма-поверхностных срезов обнаруживается иная закономерность в изменении размеров клеток по сравнению с микропилярной, центральной и периферической частями (рис. 16, А-Г). Здесь клетки вначале небольшие, а затем увеличиваются за счет накопления в них пластических веществ, предназначенных для питания зародыша на заключительном этапе развития, во время прорастания семени. К последнему сроку фиксации они имеют наибольшие размеры. Следует отметить, что у нестратифицированного семени клетки медианной зоны эндосперма намного крупнее клеток поверхностных слоев. К 60-м суткам стратификации в медианной зоне микропилярные клетки имеют максимальные размеры, а клетки центральной части остаются без изменений.

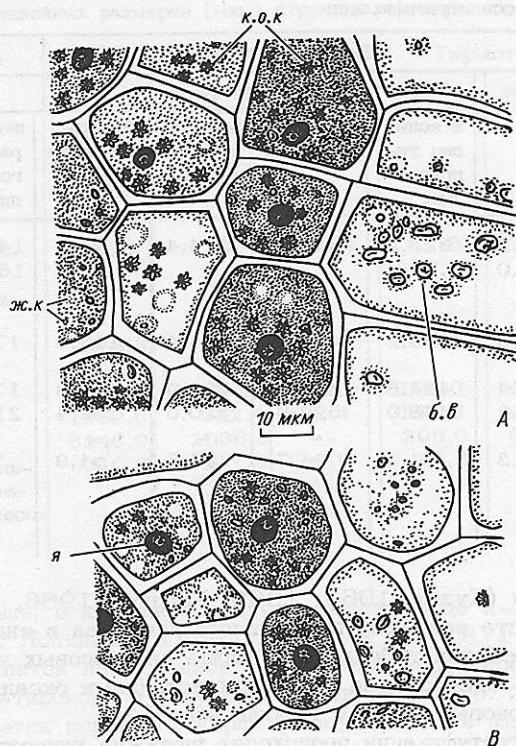


Рис. 15. Участки срезов эндосперма после 20 сут стратификации.

А – микропилярная и В – периферическая зоны поверхностных срезов, Б. в. – белковые включения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 14.

Наибольшая толщина оболочек клеток наблюдалась у нестратифицированного семени в микропилярной и центральной частях как поверхностных, так и медианных срезов. В процессе стратификации они становятся тоньше. Иначе происходит преобразование размеров оболочек клеток в боковых и халазальных частях эндосперма поверхностных и медианных срезов. У нестратифицированного семени толщина оболочек клеток этих частей небольшая, а к концу стратификации она наряду с объемом протопласта значительно возрастает. Как отмечает Е.Л. Кордюм (1967), утолщенные оболочки клеток эндосперма зонтичных служат также местом отложения запасных веществ. Отмечено свечение клеточных оболочек эндосперма в поляризованном свете.

В процессе стратификации значительные изменения происходят и с клеточными включениями – белками, липидами, кристаллами

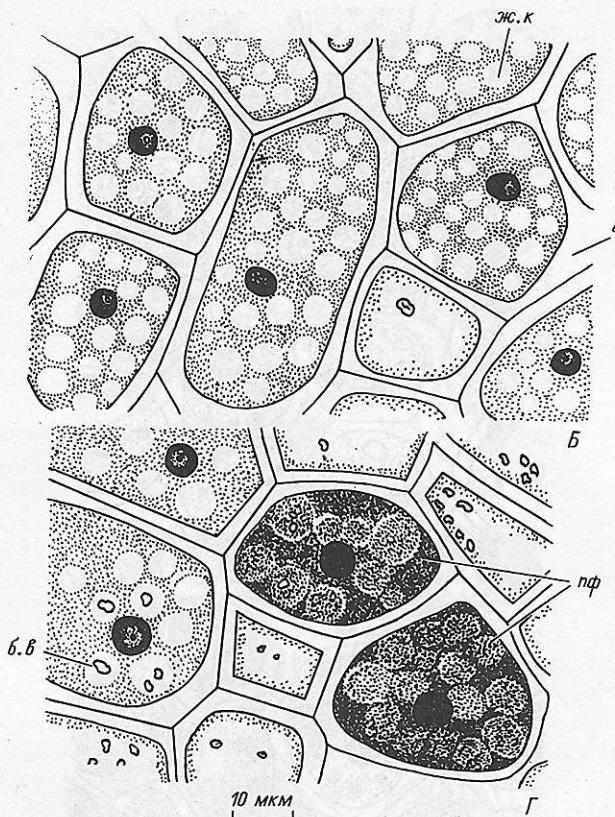


Рис. 15 (продолжение).

оксалата кальция. О роли кристаллов оксалата кальция в растении существуют различные точки зрения. Одни авторы (Савченко и др., 1962) считают кристаллы оксалата кальция отбросом, образующимся в результате нейтрализации известью ядовитой для растения шавелевой кислоты, другие полагают, что для растения вреден избыток кальция, который в соединении со шавелевой кислотой образует соль шавелевокислой известки.

Нами установлено, что за время стратификации кристаллы, содержащиеся в клетках эндосперма, увеличиваются в размерах, количество их возрастает до определенного периода стратификации. В поверхностных слоях эндосперма нестратифицированного семени только единичные клетки содержат кристаллы, но уже через 20 сут влажно-холодовой обработки их количество увеличивается. В клетках центральной, боковой и халазальной частей эндосперма поверхностных срезов обнаруживается много кристаллов, но меньше, чем в начальный период обработки в микропилярной части. Лишь после 60 сут стратификации количество их достигает максимума. К пе-

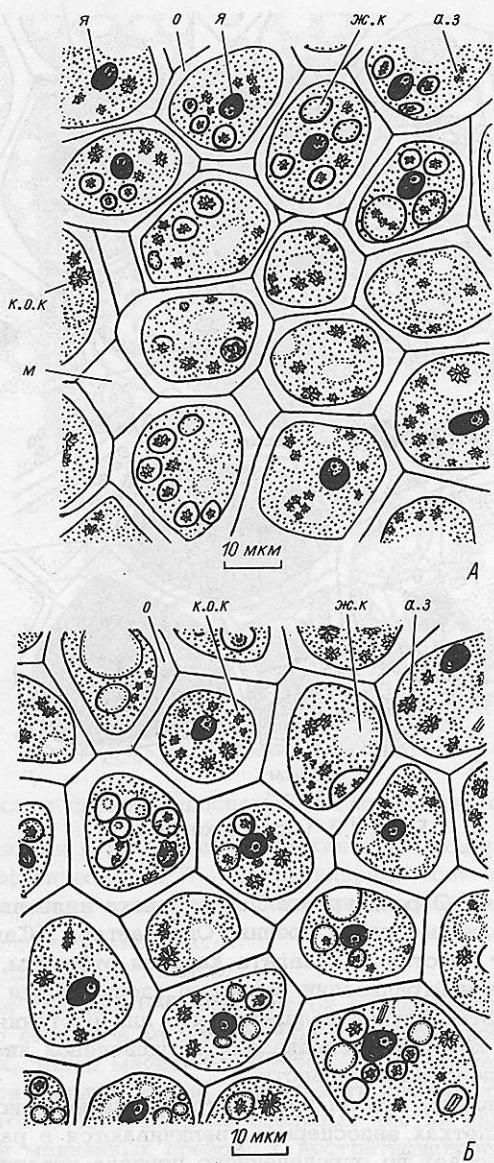
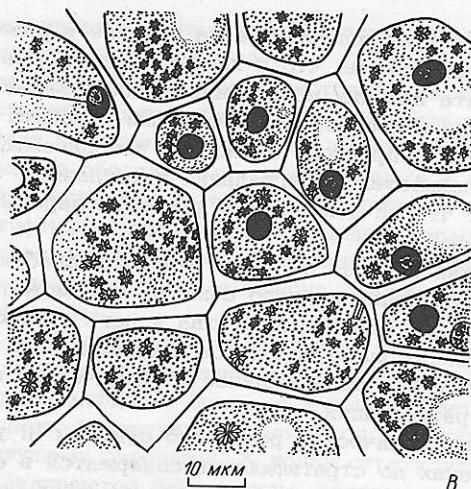
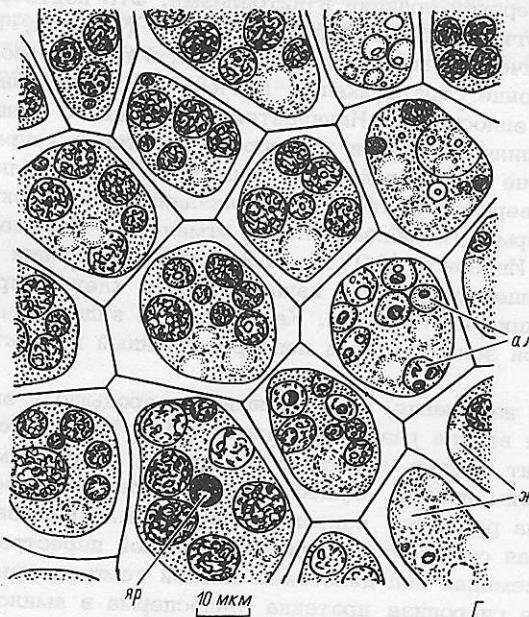


Рис. 16. Части поверхностного среза эндосперма после 110 сут стратификации.

А – центральная, Б – периферическая, В – микропилярная, Г – хазазельная. а. з – алейроновые зерна с кристаллами, ал – алейроновые зерна с растворенными кристаллами, м – межклетник, яр – ядрышки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 14.



*B*



*Г*

Рис. 16 (продолжение).

риоду максимального накопления кристаллов клетки приобретают наибольший объем.

Массовое образование кристаллов в медианной зоне относится к более позднему сроку, чем таковое в поверхностных слоях, — через 80 сут стратификации. Увеличение количества кристаллов в клетках проходит в последовательности, соответствующей потребле-

нию содержимого клеток эндосперма на питание и развитие зародыша. Можно предположить, что в клетках эндосперма борщевика кристаллы оксалата кальция представляют собой метаболические остатки. Поскольку известно, что кристаллы оксалата кальция появляются в клетках в процессе лизиса ее цитоплазмы, т. е. они могут являться показателем деградации цитоплазмы, то естественно предположить, что на данной фазе развития зародыш поглощает метаболиты из них.

Гистохимическая реакция на белок показала слабую окраску эндосперма нестратифицированного семени. Это может свидетельствовать о том, что запасные вещества у него труднодоступны для развивающегося эмбриона. В процессе стратификации количество белков увеличивается и максимальное их количество появляется к 60-м суткам стратификации.

На основе гистохимической реакции с суданом III установлено, что жиры в семенах до стратификации содержатся в отдельных клетках эндосперма. В них капли жира равномерно распределены в виде мелкодисперсной фракции в цитоплазме. Это подтверждается на примере других представителей зонтичных (Кордюм, 1967). Данный эргастический материал выявляется в достаточно большом количестве в конце стратификации, причем одновременно в различных частях эндосперма. Начинается этот процесс концентрации жиров в микропилярной части и распространяется в направлении к халазальной зоне и от периферии – к центру. Нами наблюдалось, что жиры – завершающая форма утилизации пластических веществ клеток эндосперма. Подобное явление отмечено у борщевика Сосновского И.А. Ивановой (1971). В конечном состоянии лизиса клеток жир концентрируется в капли в центре клетки, происходит полная деструкция протопласта. Капли жира в эндоспермальной гидролизованной зоне находят в непосредственный контакт с зародышем.

Анализируя изменения, происходящие в зародыше и эндосперме борщевика, мы вполне разделяем мнение М.Г. Николаевой (1967), которая относит семена, подобные борщевику, к семенам с глубоким органическим покоям. Существование последнего после созревания семян на растении описано в работе И.А. Ивановой (1966, 1971), которая отмечает наличие радикальной перестройки, происходящей в семенах под действием низкой температуры, в частности усиление гидролиза протеина эндосперма в аминокислоты, главным образом в глицин и аргинин, которые необходимы зародышу.

В процессе стратификации в семенах борщевика происходят значительные анатомические и физиологические изменения зародыша и эндосперма: разрастание зародыша почти на всю длину семени, увеличение корешка в 3.3 раза по длине и в 1.5 раза по диаметру главным образом за счет роста первичной коры, увеличение высоты корневого чехлика в 1.5 раза. Семядольные листья при этом удлиняются более чем в 10 раз за счет деления и увеличения объема клеток мезофилла, в них происходит накопление крахмальных зерен,

в семядолях развивается сеть прокамбиальных тяжей с элементами ксилемы. Апекс стебля увеличивается в длину более чем в 5 раз, и на нем закладываются примордии настоящих листьев.

За время стратификации наблюдается значительное увеличение клеток мезофилла семядольных листьев и зародышевого корня. Первоначально толстые оболочки клеток эндосперма к концу стратификации становятся значительно тоньше. В клетках эндосперма в процессе стратификации происходят изменения запасных веществ: белки из слаборастворимых высокомолекулярных соединений, слабо доступных для развивающегося эмбриона, переходят в растворимые и подвижные продукты.

К середине срока стратификации во всех частях эндосперма, за исключением клеток микропилярной зоны, обнаруживается высокий уровень реакции на запасные белки, а к концу стратификации белки обнаружены только в клетках, находящихся в непосредственной близости к растущему зародышу. К концу стратификации в большом количестве накапливаются также жиры, которые являются, вероятно, завершающей формой утилизации зародышем запасных веществ клеток эндосперма. Лизису клеток зоны эндосперма, в которой продвигается растущий зародыш, предшествует накопление большого количества кристаллов оксалата кальция.