

О.М. НЕДУХА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, МСП-1, 01601, Україна

## ГЕТЕРОФІЛІЯ У *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L. І. АНАТОМІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА НАДВОДНИХ І ПІДВОДНИХ ЛИСТКІВ

*Ключові слова:* гетерофілія, анатомія листків, *Sagittaria sagittifolia*, хлоропласти

### Вступ

Гетерофілія у вищих водних рослин зумовлена змінами структурно-функціональних ознак листків на різних рівнях організації залежно від виду рослини, дії ендогенних і екзогенних факторів. Зі збільшенням глибини занурення листків у воду відбувається зміна типів мезофілу: ізопалісадний → дорзовентральний → гомогенний [2]. Більшості підводних листків гетерофільних рослин властивий ізолатеральний мезофіл і відсутність продихів (порівняно з надводними листками). Ці ознаки характерні для підводних листків *Ranunculus flabellaris* L., *Callitriche heterophylla* Pursh., *Nuphar lutea* (L.) Sm., *Potamogeton fluitans* Roth. [1, 2, 8, 19]. Підводні листки *R. flabellaris* [19] і *C. heterophylla* [7, 8], порівняно з надводними, мали більші розміри епідермальних клітин; *Potamogeton anguillanus* Koidz., *P. perfoliatus* L., *P. malaianus* Miq. і гібриди *P. anguillanus* — меншу товщину пластинки [11]. Водночас у підводних листках як гетерофільних, так і монофільних вищих водних рослин, зокрема в *Nuphar lutea*, *Potamogeton alpinus* Balb., *P. compressus* L., *P. crispus* L., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* і *P. pusillus* L., середня кількість хлоропластів на одиницю площі майже в п'ять разів менша, ніж у надводних [1]. Вищеперелічені ознаки зумовлюють зниження фотосинтетичної активності листків, занурених у воду, порівняно з надводними. Незважаючи на певні досягнення у вивченні анатомо-морфологічних змін диморфних листків, які функціонують у різних умовах, на більшу увагу заслуговують дослідження структурно-функціональної організації листових пластинок вищих водних рослин, що характеризуються природною гетерофілією. У цій статті ми висвітлюємо результати порівняльного дослідження анатомічної будови надводних і підводних листків *Sagittaria sagittifolia* L. (стрілолиста звичайного).

### Об'єкти та методи дослідження

Об'єкт дослідження — *Sagittaria sagittifolia* L. (родина *Alismataceae*) — є зручною моделлю для вивчення гетерофілії, зокрема структурних характеристик поліморфних листків. Для досліджень ми відбирали рослини, які зростали на мілководді (на глибині близько 40—50 см) річки Псел (Велика Багачка Полтавської

обл.). Листки збирали у фазі вегетативного росту (в червні). У польових умовах вирізки середньої частини пластинки фіксували для світлової мікроскопії сумішшю 2,5 %-ного глютарового альдегіду й 0,5 %-ного параформальдегіду (1 : 1, об'єми) на 0,05 М какодилатному буфері, рН 7,2, протягом 10—12 год при +6 °С, потім промивали буфером і дофіксували 2 %-ним розчином OsO<sub>4</sub> на ідентичному буфері протягом 12 год при +6 °С, збезводнювали етанолом і ацетоном, заливали в суміш епоксидних смол (епон/аралдит) за загальноприйнятою методикою. Напівтонкі зрізи (3 мкм), отримані на ультратомі, підфарбовували толуїдиновим синім і вивчали у світловому мікроскопі Axioscope. Для фіксації матеріал відбирали з чотирьох рослин стрілолиста: з кожної рослини фіксували по два надводних листки (один — стрілоподібної форми, другий — продовгуватої) та по два підводних листки, однакових за розмірами та забарвленням. Для визначення їхніх лінійних розмірів використовували всі надводні й підводні листки із шести рослин. Лінійні розміри клітин надводних листків визначали в 30—40 клітинах епідермісу, 30 клітинах палісадного й 30 губчастого мезофілу; розміри клітин підводних листків — у 30 клітинах епідермісу й 30 клітинах фотосинтезуючої паренхіми. Матеріал обробляли статистично, використовуючи програму BIO-8.

## Результати та їх обговорення

**I. Загальна характеристика листків.** Рослинам *S. sagittifolia* у фазі вегетативного росту й початку бутонізації властива гетерофілія, яка виявлялася в різній формі надводних і підводних листків (рис. 1, *a—в*). Надводні листки кожної особини виду мали дві форми: 2—7 листків стрілоподібної і один—два листки — продовгуватої форми (рис. 1, *б—г*). У стрілоподібних листків основа пластинки — стрілоподібна, верхівка — загострена; в продовгуватих листків основа пластинки клиноподібно звужена, верхівка — притуплена. Жилкування в надводних листків — дугоподібне (рис. 1, *г*). Черешок стрілоподібних листків довгий (від 40 до 55 см, табл. 1), тонкий, за формою циліндричний.

Діаметр черешка стрілоподібних листків при основі пластинки становив близько 3 мм, а в місці прикріплення до пагона був у 3,5 раза товшим. Черешок продовгуватих листків довгий, прямий, його форма напівциліндрична, середній діаметр черешка — близько 7 мм. Довжина пластинок у надводних листків достовірно не відрізнялася, а ширина пластинки в стрілоподібних листків (на рівні основи) була удвічі більша, ніж у продовгуватих (таблиця).

Підводні листки мають лінійну форму, верхівка в них притуплена, основа листової пластинки округла, жилкування паралельне, утворюють прикореневу розетку; листки сидячі, кількість підводних листків у різних рослин коливалася від 5 до 12. Середня довжина листків становить  $32 \pm 7,5$  см, ширина —  $1,5 \pm 0,3$  см.

## II. Анатомічна будова листових пластинок

**Надводні стрілоподібні листки.** Мезофіл пластинок стрілоподібних листків дорзовентральний (рис. 2, *а, б*). Листкова пластинка містить одношаровий верхній і нижній епідерміс, двошарову палісадну паренхіму та 4—7 шарів губчато-

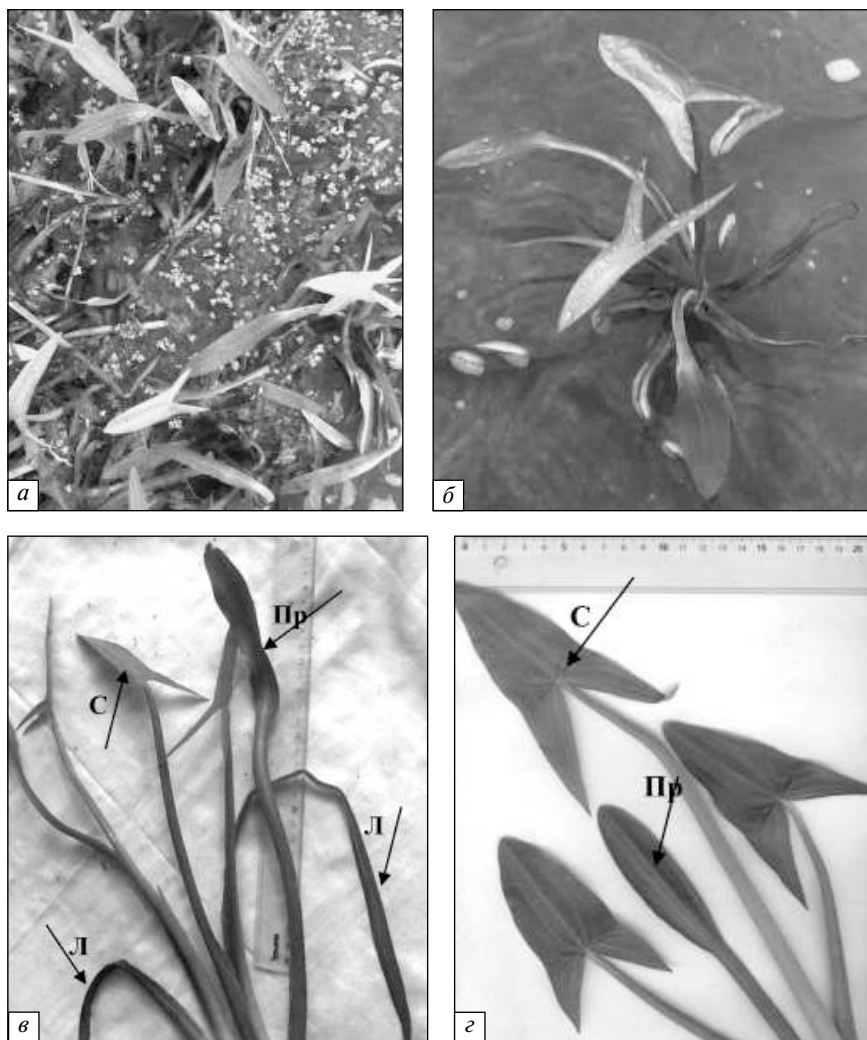


Рис. 1. Загальний вигляд рослин *Sagittaria sagittifolia* L. (а, б). Кожна особина характеризувалася гетероморфністю листків: надводні листки мали стрілоподібну (С) і продовгувату (Пр) форму (б—д), підводні (Л) — лінійну (показано стрілками на рис., в)

Fig. 1. General view of plants of *Sagittaria sagittifolia* L. (а, б). Heteromorphism of leaves is characterized for each plant: above-water leaves had arrow-like and elongated shape (б—д), and submerged leaves had linear shape (б, в). Submerged leaves are indicated by arrows on figure в

го мезофілу. Товщина листків становила близько 300 мкм. Продири виявлялися на верхньому та нижньому епідермісі. Хлоропласти й ядра розміщуються на проксимальному боці адаксіального епідермісу й абаксіального епідермісу (рис. 2, в, г; стрілки). За формою клітини нижнього епідермісу подібні до клітин верхнього, але їхні розміри відрізняються (таблиця).

Клітини палисадної паренхіми майже циліндричні, висота їх у чотири рази більша, ніж ширина (таблиця). Виявлена гетерогенність у щільності цих клі-

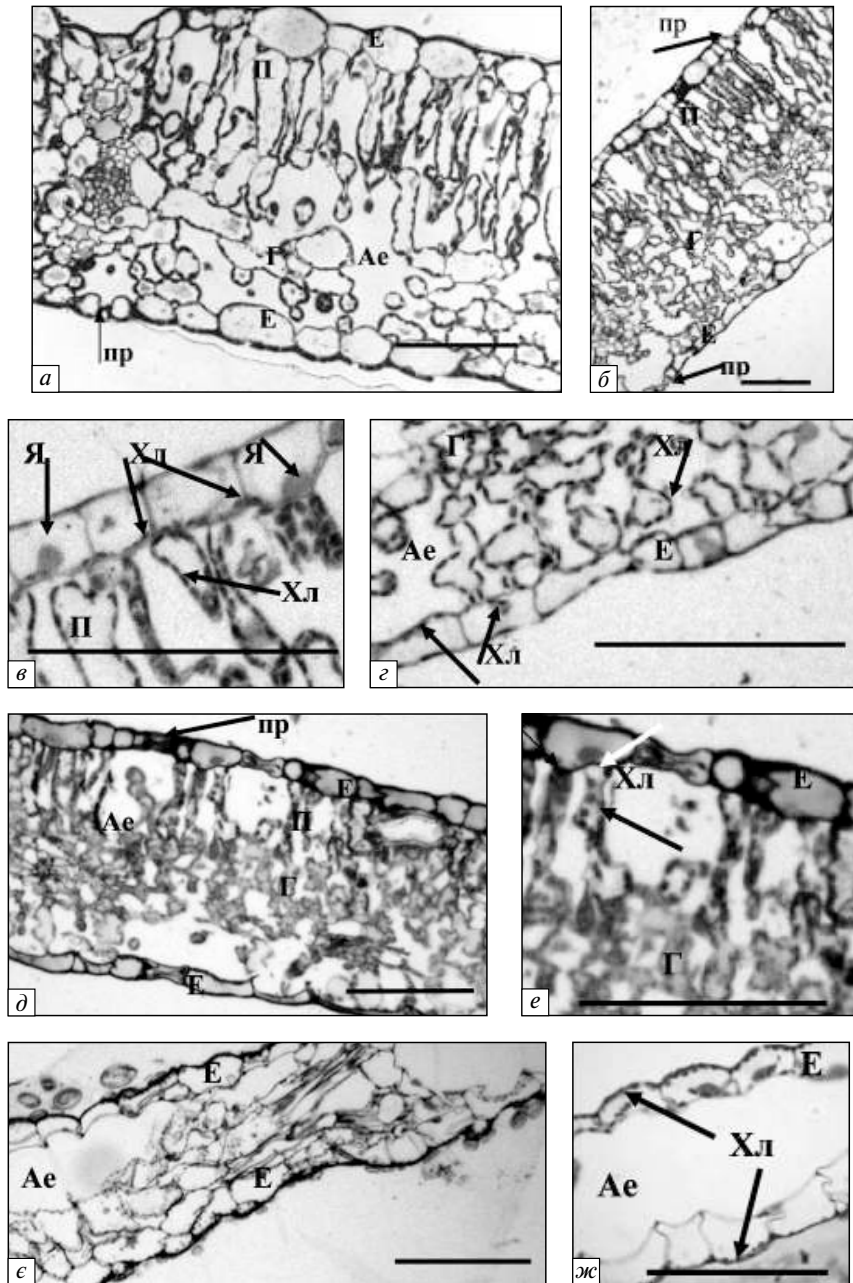


Рис. 2. Поперечні зрізи листкових пластинок *S. sagittifolia*: *a–г* — надводна стрілоподібна; *д, е* — надводна продовгувата; *є, ж* — підводна пластинка. П о з н а ч е н н я: Ae — аеренхіма (повітряна порожнина), Г — губчаста паренхіма, Е — епідерміс, П — палисадна паренхіма, пр — протиди, Хл — хлоропласти, Я — ядро. Реперна мітка = 100 мкм

Fig. 2. Cross sections of leaf blades of *S. sagittifolia*: *a–г* — above-water arrow-like blade, *д, е* — above-water elongated blade; *є, ж* — submerged linear blades. S y m b o l s: Ae — aerenchyma (air cavity), Г — spongy parenchyma, Е — epidermis, П — palisade parenchyma, Хл — chloroplasts, пр — stomata, Я — nucleus. Scale = 100 μm

**Морфолого-анатомічні параметри листків *Sagittaria sagittifolia* L.**

Ознака	Листки		
	надводні		підводні
	стрілоподібні	продовгуваті	
Тип мезофілу	Дорзовентральний	Дорзовентральний	Ізолатеральний
Розмір листкової пластинки, см:			
довжина	10 ± 3,1	9,5 ± 1,6	32,1 ± 7,5*
ширина	4,8 ± 0,6	2,5 ± 0,5	1,5 ± 0,3*
Розмір черешка листка, см:			
довжина	32,8 ± 3,4	22,5 ± 2,6	
діаметр (в місці прикріплення до пагона)	0,9 ± 0,3	0,6 ± 0,1	
Товщина листкової пластинки, мкм	300 ± 14	221 ± 11	142 ± 18*
Кількість шарів палісадної тканини	Два	Один	
Кількість шарів губчастого мезофілу (або шарів фотосинтезуючої паренхіми в підводних листках)	4—7	5—6	1—5
Розмір клітин верхнього епідермісу, мкм:			
висота	22,7 ± 1,9	14,6 ± 1,5	39,2 ± 3,1*
ширина	32,8 ± 2,4	29,8 ± 2,7	25,3 ± 2,3
Розмір клітин палісадного мезофілу, мкм:			
висота	69,2 ± 7,1	52,5 ± 4,9	
ширина	16,7 ± 1,2	10,0 ± 1,9	
Розмір клітин губчастої паренхіми (або клітин фотосинтезуючої паренхіми в підводних листках), мкм:			
висота	24,1 ± 3,7	20,2 ± 3,9	23,2 ± 2,7
ширина	18,7 ± 3,3	15,4 ± 4,3	27,3 ± 1,9*
Розмір клітин нижнього епідермісу, мкм:			
висота	17,0 ± 0,8	12,6 ± 1,1	34,6 ± 3,7*
ширина	38,5 ± 2,1	40,1 ± 2,8	29,4 ± 2,7*
Кількість хлоропластів на зрізі клітини верхнього епідермісу	5,2 ± 1,1	4,4 ± 1,2	10,4 ± 2,1*
Кількість хлоропластів на зрізі клітини палісадної паренхіми	16,5 ± 1,7	14 ± 2,7	
Кількість хлоропластів на зрізі клітини губчастої паренхіми (або клітини фотосинтезуючої паренхіми в підводних листках)	9,3 ± 1,1	10,0 ± 3,7	10,3 ± 2,3
Кількість хлоропластів на зрізі клітини нижнього епідермісу	3,6 ± 0,9	5,2 ± 1,3	11,7 ± 2,5*

Примітка: \*  $P \leq 0,05$  (при порівнянні ознак надводних і підводних листків).

тин: 2—15 щільно розміщених клітин палісади чергувалися з повітряними порожнинами (аеренхіма), що могли простягатися від замикаючих клітин продохів до губчастої паренхіми. На абаксіальному боці тяжі повітряні порожнини завдовжки близько 50 мкм розміщувалися між нижнім епідермісом і першим або другим шаром губчастої паренхіми. Хлоропласти містилися по периметру клітин палісади. Клітини губчастої паренхіми на зрізі мали округлу, овальну або неправильну форму. Хлоропласти виявлялися в пристінному шарі цитоплазми, кількість пластид на зрізах клітин губчастої паренхіми була меншою порівняно з клітинами палісадної паренхіми.

**Надводні продовгуваті листки.** Мезофіл пластинок продовгуватих листків дорзовентральний (рис. 2, *д, е*). Розміри пластинки, клітин мезофілу й епідермісу різнилися (таблиця): товщина пластинки надводних продовгуватих листків менша в 1,3 раза, висота і ширина клітин палісади відповідно — в 1,3 та 1,7 порівняно зі стрілоподібними листками. Висота клітин верхнього й нижнього епідермісу, порівняно з клітинами стрілоподібних листків, також була меншою в 1,5 і 1,4 раза. Розміщення продохів і повітряних порожнин подібне до стрілоподібних листків. Клітини губчастої паренхіми мали різну форму: округлу, овальну чи неправильну. Хлоропласти містилися по периметру клітин мезофілу та на проксимальному боці верхнього й нижнього епідермісу (рис. 2, *е*).

**Підводні листки.** Мезофіл підводних листків ізолатеральний (рис. 2, *є, ж*). Товщина листкової пластинки удвічі менша за товщину надводних стрілоподібних листків (таблиця). У верхньому та нижньому епідермісі продохи відсутні. Фотосинтезуюча паренхіма, розміщена між шарами епідерми, має один шар клітин або ж відсутня взагалі, тимчасом як у місці розташування судин або біля них можна розрізнити 4—5 шарів паренхімних клітин (рис. 2, *є*). Між верхнім і нижнім епідермісом є великі повітряні порожнини, які простягаються до 400—500 мкм у довжину та 100 мкм — у ширину. В клітинах епідермісів видно хлоропласти (від 10 до 13 на зріз клітини); така кількість хлоропластів налічується й у клітинах паренхіми, що розміщуються біля судин; хлоропласти в епідермальних клітинах розміщувалися вздовж клітинних оболонок, що контактували з оточуючим водним середовищем; у паренхімних клітинах хлоропласти розміщувалися рівномірно по всьому об'єму клітини.

Таким чином, ми бачимо, що гетерофілія в *S. sagittifolia*, який зростав у р. Псел характеризується трьома формами листків у фазі вегетативного росту й на початку бутонізації. За даними літератури, видам із родини *Alismataceae* властивий диморфізм надводних і підводних листків, передусім *Sagittaria filiformis* J.G. Sm.; *S. platyphylla* (Engelm.) J.G. Sm.; *S. chilensis* Cham. et Schldl.; *S. longirostra* (Micheli) J.G. Sm.; *S. montevidensis* Cham. et Schldl. [3], у котрих підводні листки лінійної форми, як і в *S. sagittifolia*, тим часом надводні листки мають іншу форму (овальну чи овально-видовжену), характерну лише для даного виду. Триморфізм листків, як вияв сезонної гетерофілії, описаний у суходільних рослин, зокрема в *Triphyophyllum peltatum* (Hutch. et Dalziel) Airy Shaw, що зростають у тропіках Африки [5, 10].

У результаті дослідження анатомії підводних і надводних листків стрілолиста звичайного ми виявили ознаки, властиві як надводним, так і листкам, зануреним у воду. Порівняння анатомічної будови цього виду з анатомією підводних листків показало певні відмінності в будові пластинок, зокрема у відсутності дорзовентрального мезофілу в листків, занурених у воду. Для підводних листків стрілолиста звичайного характерним виявився ізолатеральний мезофіл. Подібний ізолатеральний мезофіл підводних листків властивий *Typha latifolia* L. і *T. angustifolia* L. [2], а плаваючим і надводним листкам численних видів гідрофітів (*Ranunculus gmelinii* L., *R. sceleratus* L., *T. angustifolia*, *T. latifolia* та ін.) — дорзовентральний тип мезофілу й велика кількість хлоропластів на одиницю площі листка [1].

Ми з'ясували, що надводні листки *S. sagittifolia*, незалежно від форми, досить товсті й за структурою їх можна віднести до листків «світлового» типу («sun» leaves), які зростають під прямими сонячними променями [16]. Відомо, що такі листки характеризуються значною товщиною пластинки й подовженим транспортом  $\text{CO}_2$ . Значна товщина пластинки дає змогу підтримувати оптимальний рівень Рубіско. У разі збільшення товщини листка зростає і площа хлоропластів [15].

Щоб здійснити ефективну фіксацію  $\text{CO}_2$ , слід економно використовувати енергію. Тому листкам потрібно збільшити провідність  $\text{CO}_2$  з оточуючого середовища до хлоропластів. Оскільки товщина пластинки в листків «світлового» типу є однією з важливих складових для провідності та дифузії  $\text{CO}_2$ , то ключовим фактором для світлових (надводних і плаваючих) листків є товщина пластинки й «довгий» шлях транспорту вуглекислого газу як по апопласту, так і по цитоплазмі [14, 17].

Інша особливість структури підводних листків *S. sagittifolia*, за якою вони різнилися від надводних, — це зниження товщини пластинки за рахунок зменшення кількості шарів і розмірів клітин. Подібне зниження товщини підводних листків, порівняно з надводними, раніше описали японські дослідники у видів *Potamogeton anguillanus*, *P. perfoliatus* L., *P. malaianus* і гібридів *P. anguillanus* [11]. Автори виявили, що через 20 діб після виходу стебла з води, надводні листки відрізнялися від підводних такими ознаками: появою листкового черешка, зменшенням довжини листкової пластинки в 4 рази, збільшенням майже удвічі товщини листкової пластинки, появою продохів у адаксіальній та абаксіальній епідермах.

До того ж, ми виявили суттєве зниження кількості шарів клітин у підводних листках, збільшення кількості хлоропластів у 2—3 рази в клітинах епідермісу та різне розташування їх (біля зовнішньої клітинної оболонки епідермісу) порівняно з надводними листками. Відомо, що такі ознаки, як зниження товщини пластинки та локалізація великої кількості хлоропластів біля епідермальної клітинної стінки, котра контактує із зовнішнім водним середовищем, скорочують шляхи дифузії вуглекислого газу до хлоропластів. Крім цих ознак, пристосування листків до підводних умов існування відбувається шляхом збіль-

шення поверхні листків, що характерно не тільки для гетерофільних рослин, але й для більшості видів гідрофітів [6, 9, 18], зокрема для *Rumex palustris* L. Smitt. [13]. Вищезазначені ознаки сприяють оптимальному функціонуванню рослин за умов занурення їх у воду, оптимальному постачанню в підводні листки та стебла вуглекислого газу, який транспортується в клітини через кутикулу епідермальних оболонок. Як вважають дослідники, саме тонкі листки зі збільшеною площею пластинки сприяють оптимальній акумуляції в клітинах вуглекислого газу, вміст якого навколо листків зменшується [12]. Лише тонкий листок може відповідати на слабкий потік CO<sub>2</sub> всередину пластинки, в якій незначний вміст вуглекислого газу корелює зі зниженим функціонуванням фотосинтезу [4].

Отже, одержані дані свідчать, що гетерофілія в *S. sagittifolia* характеризується відмінними морфолого-анатомічними ознаками надводних і підводних листових пластинок, що оптимально забезпечує функціонування рослини в повітряно-водних умовах.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Малеева М.Г., Пьянков В.И. Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиол. раст. — 2003. — **50**, № 1. — С. 65—75.
2. Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. II. Количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения // Физиол. раст. — 2001. — **48**, № 6. — С. 836—845.
3. Arber A.R. Water plants: A study of aquatic angiosperms. — UK: Cambridge University Press., 2008. — 456 p.
4. Black M.A., Maberly S.C., Spence D.H.N. Resistances to carbon dioxide fixation in four submerged freshwater macrophytes // New Phytol. — 1981. — **89** (4). — P. 557—568.
5. Bringmann G., Rischer H., Schlauer J. et al. The tropical liana *Triphyophyllum peltatum* (Dioncophyllaceae): formation of carnivorous organs is only a facultative prerequisite for shoot elongation // Carnivorous Plant Newsletter. — 2002. — **31**. — P. 44—52.
6. Bruni N.C., Yang J.P., Dengler N.G. Leaf development plasticity of *Ranunculus aquatilis* in response to terrestrial and submerged environments // Can. J. Bot. — 1996. — **74** (6). — P. 823—827.
7. Deschamp P.A., Cook T.J. Causal mechanisms of leaf dimorphism in the aquatic *Callitriche heterophylla* // Amer. J. Bot. — 1984. — **71** (3). — P. 319—329.
8. Deschamp P.A., Cook T.J. Leaf dimorphism in the aquatic angiosperm *Callitriche heterophylla* // Amer. J. Bot. — 1985. — **72** (9). — P. 1377—1387.
9. Frost-Christensen H., Bolt Jorgensen L., Flotoo F. Species specificity of resistance to oxygen diffusion in thin cuticular membranes from amphibious plants // Plant, Cell and Environm. — 2003. — **26** (4). — P. 561—569.
10. Green S., Green T.L., Heslop-Harrison Y. Seasonal heterophylly and leaf gland features in *Triphyophyllum* // Bot. J. Linnean Soc. — 1979. — **78** (1). — P. 99—116.
11. Iida S., Miyagi A., Kadono Y., Kosuge K. Molecular adaptation of *rbcL* in the heterophyllous aquatic plant *Potamogeton* // PLoS One. — 2009. — **4** (2). — P. E4633.
12. Madsen T.V., Breinholt M. Effects of air contact on growth, inorganic carbon sources, and nitrogen uptake by an amphibious freshwater macrophyte // Plant Physiol. — 1995. — **107** (1). — P. 149—154.
13. Mommer L., Pons T.L., Wolters-Arts M. et al. Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affects gas diffusion resistance and photosynthetic performance // Plant Physiol. — 2005. — **139** (1). — P. 497—508.



14. Nobel P.S. Physicochemical plant physiology. — San Diego: Acad. Press., 1999. (Цитовано за: Tarashima et al., 2006).
15. Terashima I., Handa U.T., Tazoe Y. et al. Irradiance and phenotype: comparative ecodesvelopment of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion // J. Exp. Bot. — 2006. — 57 (2). — P. 343—354.
16. Terashima I., Miyazawa S.-I., Handa U.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf // J. Plant Res. — 2001. — 114 (1). — P. 93—105.
17. Uehlein N., Lovisolo C., Siefritz F., Kaldenhoff R. The tobacco aquaporin *NtAQPI* is a membrane CO<sub>2</sub> pore with physiological functions // Nature. — 2003. — 425 (6959). — P. 734—737.
18. Wells C.L., Pigliucci M. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plant // Perspectives in Plant Ecol. Evolution and Systematics. — 2000. — 3 (1). — P. 1—18.
19. Yang J.P., Dengler N.G., Horton R.F. Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: The effect of abscisic acid on leaf anatomy // Ann. Bot. — 1987. — 60 (2). — P. 117—125.

Рекомендує до друку  
Д.В. Дубина

Надійшла 21.03.2011 р.

*Е.М. Недуха*

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ГЕТЕРОФИЛЛИЯ В *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L.

I. АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАДВОДНЫХ  
И ПОДВОДНЫХ ЛИСТЬЕВ

Проведен сравнительный морфолого-анатомический анализ подводных и надводных листьев *Sagittaria sagittifolia* L., произрастающих на р. Псел (Полтавская обл.). Установлено, что гетерофиллия у данного вида характеризуется полиморфизмом листьев: надводные имели стреловидную и продолговатую формы, подводные — линейную. Выявлены отличия в размере листьев, толщине и анатомическом строении пластинок, размере клеток паренхимы и эпидермиса, а также в количестве и расположении хлоропластов в эпидермальных клетках.

*К л ю ч е в ы е с л о в а*: гетерофиллия, анатомия листьев, *Sagittaria sagittifolia*, хлоропласты.

*О.М. Nedukha*

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

HETEROPHYLLY IN *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L.

I. ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF ABOVE-WATER  
AND SUBMERGED LEAVES

The comparative morphologo-anatomical analysis of submerged and above-water leaves of *Sagittaria sagittifolia* L. grown in the Psel River (Poltava Region, Ukraine) was performed. It has been shown that heterophylly of this species is characterized by polymorphism of the leaves: the above-water leaves have two distinct shapes (arrow-like and elongated) whereas submerged leaves have linear shape. The differences in leaf size, thickness and anatomical structure of the leaf blade, size of both parenchyma cells and epidermal cells, and also of quantity and location of chloroplasts in epidermal were revealed.

*К e y w o r d s*: heterophylly, anatomy of leaves, *Sagittaria sagittifolia*, chloroplasts.