

ESTUDIO ANATOMICO DE UN MORFOTIPO LIGULADO DE
DESMARESTIA (PHAEOPHYCEAE, DESMARESTIALES)
DE CHILE CENTRAL*

ANATOMICAL STUDY ON A LIGULATE MORPHOTYPE OF
DESMARESTIA (PHAEOPHYCEAE, DESMARESTIALES)
FROM CENTRAL CHILE

Ricardo A. Scrosati**

RESUMEN

ABSTRACT

Se realizaron observaciones al microscopio óptico y al electrónico de transmisión en un morfotipo ligulado de *Desmarestia* Lamouroux de Chile central, con el objeto de encontrar caracteres importantes para diferenciar las especies liguladas del género. Las plantas responden a la descripción del morfotipo 2 de *Desmarestia* de Ramírez, Müller y Peters.

La pared celular consta de 2 regiones: una interna, compuesta por microfibrillas de disposición aproximadamente paralela y que forman capas, y una externa o matriz intercelular. Se observan campos de puntuación primarios con plasmodesmos en las paredes de las células del meristodermo. Las paredes transversales de los filamentos corticales poseen numerosos plasmodesmos dispuestos al azar en toda su extensión, siendo el diámetro promedio de los poros 69 nm. El filamento axial también posee plasmodesmos en sus paredes transversales y está rodeado por una vaina de células pequeñas asimiladoras.

Luego de comparar los presentes resultados con las observaciones ya realizadas en *D. ligulata* (Lightfoot) Lamouroux y en *D. patagonica* Asensi, no se ha encontrado ningún carácter anatómico que permita diferenciar

Light and transmission electron microscopy studies were carried out on a ligulate morphotype of *Desmarestia* Lamouroux from central Chile, to find characters which could distinguish the South American ligulate species of the genus. The plants investigated correspond to *Desmarestia* morphotype 2 of Ramírez, Müller and Peters.

The cell wall shows 2 regions: an inner part, with approximately parallel microfibrils forming layers, and an outer one or intercellular matrix. Primary pit fields with plasmodesmata are present in the meristodermic cell walls. The transverse walls of the cortical filaments have randomly arranged plasmodesmata, 69 nm in average diameter. The axial filament also has randomly arranged plasmodesmata in the cross walls and is surrounded by a sheath of small assimilatory cells.

After comparing the present anatomical observations with those of previous similar analyses on *D. ligulata* (Lightfoot) Lamouroux and *D. patagonica* Asensi, no anatomical character has been identified to clearly distinguish among the South American ligulate species of *Desmarestia*. However, it is clear that as the average width of the principal axis increases from narrow to broad

* Trabajo presentado en el Fourth Internacional Phycological Congress, llevado a cabo en Duke University, North Carolina, Estados Unidos, entre el 4 y 10 de agosto de 1991.

** Universidad de Buenos Aires, Departamento de Ciencias Biológicas, 1428 Buenos Aires, Argentina.

claramente a las especies liguladas sudamericanas de *Desmarestia*. Sin embargo, es claro que existe una relación inversamente proporcional entre el grosor y el ancho del eje principal entre las especies estudiadas, que varía de manera continua y que se debe al diferente número de capas celulares y al grosor de las paredes de sus células.

INTRODUCCION

Las especies del género *Desmarestia* Lamouroux (Phaeophyceae, Desmarestiales) viven, principalmente, en el nivel submareal de las aguas marinas templadas y frías de ambos hemisferios.

Actualmente, se acepta que la morfología externa de los esporofitos no es suficiente por sí sola para diferenciar las especies liguladas del género, sino que son necesarios estudios adicionales de los ciclos vitales y de la posible interfertilidad entre plantas de distintas localidades (Peters and Müller 1986, Ramírez, Müller and Peters, 1986).

El presente trabajo da a conocer los resultados de observaciones anatómicas al microscopio óptico y al electrónico de transmisión en un morfotipo ligulado de *Desmarestia* recolectado en Chile central, que corresponde exactamente al morfotipo 2 de Ramírez *et al.* (1986). Esta entidad será descrita próximamente como nueva especie para la ciencia (M. E. Ramírez y A. F. Peters, com. pers.).

Los objetivos del trabajo fueron, por un lado, ampliar los conocimientos anatómicos que se tienen actualmente de las algas pardas y, por otro, buscar valor taxonómico en algunos caracteres, al comparar los presentes resultados con los ya obtenidos en *D. ligulata* (Lightfoot) Lamouroux, *D. herbacea* (Turner) Lamouroux, *D. latissima* Setchell et Gardner y *D. foliacea* Pease del NE del Océano Pacífico (Pease 1920), *D. patagonica* Asensi de Argentina (Asensi y Gonçalves Carralves 1972), *D. firma* (C. Agardh) Skottsberg de Sudáfrica (Anderson 1985), *D. ligulata* de Argentina (Scrosati, en prensa), *Desmarestia* sp. del sur de Chile (Stolpe, Wiencke, Clayton y Lenmann 1991) y *D. antarctica* Moe et Silva de la Antártica (Wiencke, Stolpe y Lehmann 1991).

MATERIALES Y METODOS

Se trabajó con esporofitos adultos de *Desmarestia*

species, the specific average thickness of it decreases in a continuous manner, resulting from different numbers of cell layers and their wall thickness.

KEYWORDS: *Desmarestia*, anatomy, Central Chile.

sp, colectados en las costas de la localidad de Cocholgué (36°40'S, 73°02'O), Octava Región, Chile, entre noviembre 1990 y febrero 1991. Las plantas habían sido arrojadas recientemente a la playa por el oleaje, provenientes del nivel submareal, y aún estaban en estado fresco. Se depositó material en el herbario de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (BAFC), bajo los números 1494, 1495, 1496 y 1497.

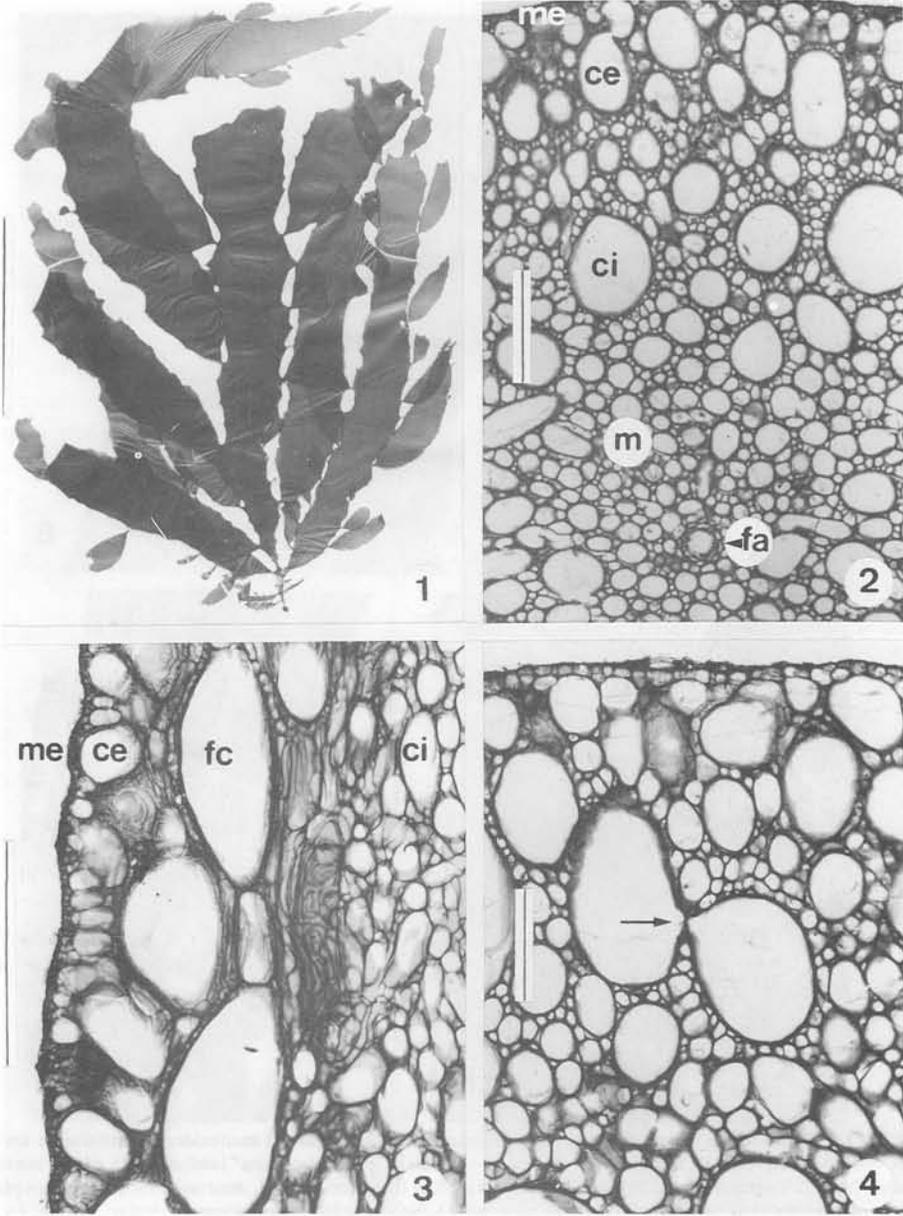
Para las observaciones al microscopio óptico se incluyeron en parafina porciones de 1 cm de eje principal fresco siguiendo la técnica de D'Ambrogio de Argüeso (1986), para luego efectuar cortes de 10 µm de espesor con un micrótopo rotatorio, tificando, por último, con azul de cresilo 1% durante 30 segundos.

Para las observaciones al microscopio electrónico de transmisión se fijaron porciones frescas de 1 mm en una solución de glutaraldehído 25%, acroleína, cacodilato de sodio 0,2M y agua de mar filtrada (1:1:5:3) por 12 horas a 4°C, lavando, luego 2 veces con cacodilato de sodio 0,1M por 10 minutos. La post-fijación se realizó en una solución de tetróxido de osmio 2% y cacodilato de sodio 0,1M por 2 horas. Se lavaron nuevamente como se indicó anteriormente y se deshidrataron en una serie ascendente de acetona, durante 10-15 minutos cada vez. Luego, se incluyeron en resina Spurr (Spurr 1969) y se efectuaron cortes al ultramicrotomo de 45-50 nm de espesor. Finalmente, se realizaron tinciones con acetato de uranilo 4% (20 min.) y con citrato de plomo (Reynolds 1963), observándose los cortes con un microscopio electrónico Philips EM 200.

OBSERVACIONES

MORFOLOGÍA EXTERNA

Las plantas, de hasta 70 cm de largo total, son ramificadas y de color verde oliváceo (Fig. 1). El eje principal puede alcanzar hasta 30 cm de longitud. El



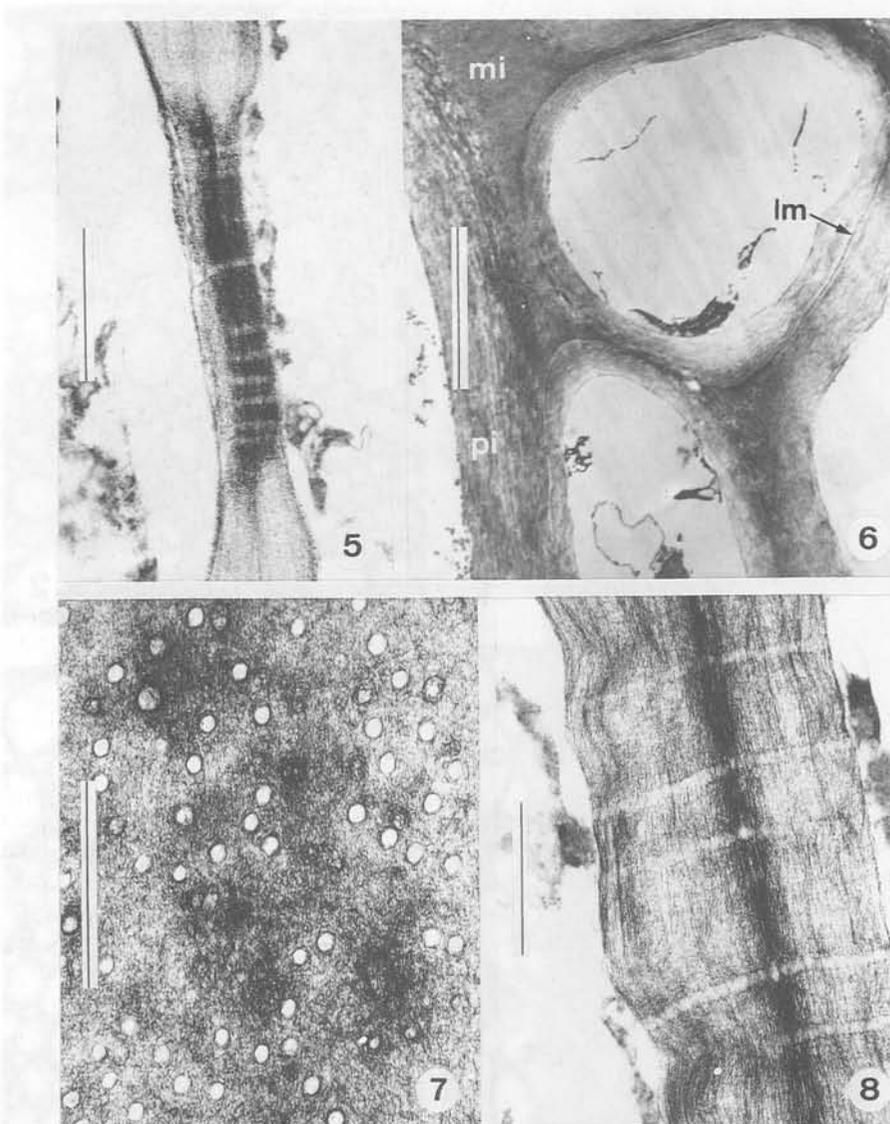
Figuras 1-4 (MO): 1: Vista general de una planta (BAFC 1496). 2: Corte transversal del eje principal, mostrando meristodermo (me), corteza externa (ce) e interna (ci), médula (m) y filamento axial (fa). 3: Corte longitudinal del eje principal, mostrando meristodermo (me), corteza externa (ce) e interna (ci) y un filamento cortical grande (fc). 4: Corte transversal del eje principal, mostrando una conexión entre 2 células corticales grandes (flecha). Escalas: 10 cm (1), 200 μ m (2, 3 y 4).

ancho máximo del eje principal aplanado oscila entre 1,5 cm y 7 cm. Las ramas primarias son opuestas, generalmente, y se originan a intervalos de 7 mm, como mínimo, hasta 290 mm, en plantas poco ramificadas. Estas ramas pueden medir hasta 75 cm de largo y hasta casi 10 cm de ancho. Puede haber hasta 4 órdenes de ramificación, aunque, por lo general, hay solamente 3.

ANATOMÍA DEL EJE PRINCIPAL

El grosor del eje principal es de unos 2 mm en la zona del nervio y en la región cercana al grampón de fijación. En corte, se pueden distinguir 4 regiones: meristodermo, corteza externa, corteza interna y médula (Fig. 2).

El meristodermo es una capa generalmente

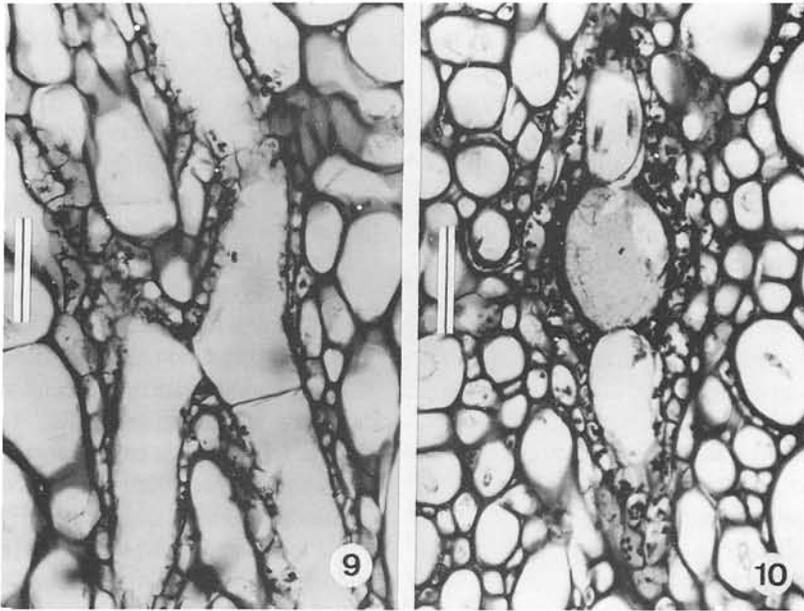


Figuras 5-8 (MET): 5: Corte de un campo de puntuación primaria entre 2 células del meristodermo, mostrando los poros de los plasmodesmos. 6: Corte transversal de filamentos corticales, mostrando la "pared inmediata" laminada (pi), matriz intercelular (mi) y "laminilla media" (lm). 7: Vista superficial de la pared transversal de un filamento cortical, mostrando los poros de los plasmodesmos. 8: Corte de la pared transversal de un filamento cortical, mostrando los poros de los plasmodesmos. Escalas: 1 μ m (5, 7 y 8), 5 μ m (6).

monostromática. Sus células miden 6-18 μ m x 8-23 μ m, tienen bordes redondeados y poseen feoplastos elipsoidales de hasta 4 μ m x 5 μ m de tamaño. La pared celular es delgada, presentando microfibrillas de disposición aproximadamente paralela. También se observa una matriz intercelular amorfa, continuada con una "laminilla media". Frecuentemente, se distinguen campos de puntuación primarios con plasmodesmos, conectando células adyacentes (Fig. 5). La capa superficial del talo se tiñó de color azul con azul de cresilo.

La corteza externa mide, en la zona del nervio, 60-200 μ m de ancho y está formada, principalmente, por células ovoidales muy variables en tamaño, abarcando desde uno similar al de células meristodérmicas hasta 100 μ m x 170 μ m. Estas células corticales están orientadas radialmente y tienen pocos feoplastos.

La corteza interna, que alcanza 540-630 μ m de ancho en la zona del nervio, está compuesta fundamentalmente por filamentos ramificados, sinuosos, entrelazados y orientados longitudinalmente, en



Figuras 9-10 (MO): Corte transversal del eje principal. 9: Filamentos con una vaina de células asimiladoras. 10: Filamento axial, con una pared transversal algo rota, con 2 ramificaciones filamentosas opuestas con vaina de células asimiladoras. Escalas: 50 μ m.

general. Las células que los componen varían mucho en tamaño (Fig. 3). Las mayores son elipsoidales (ancho máximo: 250 μ m y largo máximo 640 μ m), intercalándose en el filamento con otras que decrecen paulatinamente de tamaño, hasta llegar a ser células casi cilíndricas de 7 μ m x 36 μ m. Las mayores están envueltas por una capa de células pequeñas de forma irregular u ordenadas en filamentos extremadamente sinuosos, casi sin feoplastos visibles. La pared de todas las células corticales se tiñieron de color azul con azul de cresilo, midiendo hasta casi 4 μ m de espesor en las mayores y presentando microfibrillas de orientación aproximadamente paralela, formando capas concéntricas. También se observa la matriz intercelular amorfa, de mayor tamaño que en el meristodermo, continuada por la "laminilla media" (Fig. 6). La pared transversal de los filamentos es notablemente más delgada que la lateral. Al MET se ve más oscura que la segunda y posee numerosos plasmodesmos dispuestos al azar en toda su superficie (Figs. 7 y 8). Los poros de los mismos miden 69 nm de diámetro promedio (n=40), oscilando entre 50-84 nm. En ocasiones, las células mayores se conectan con células similares de filamentos cercanos e, incluso, con células de la corteza externa por medio de prolongaciones de su pared celular (Fig. 4). Hacia las expansiones laterales laminares del eje principal, con frecuencia estos filamentos corticales se disponen transversalmente.

La médula, de 520 μ m de ancho en la zona del

nervio medio, carece de las células grandes encontradas en la corteza interna, aunque también está formada por filamentos ramificados, sinuosos y entrelazados. Además, como otro rasgo distintivo, presenta el filamento axial. Su diámetro es uniforme, de 50 μ m. La pared celular es delgada y sus paredes transversales poseen plasmodesmos dispuestos al azar en toda su extensión. Está rodeado por una vaina de 1-3 capas de pequeñas células de forma irregular, provistas de feoplastos. Periódicamente, es posible ver ramificaciones opuestas del filamento axial, que constituyen los filamentos axiales de ramas de segundo orden (Fig. 10). También existen otros filamentos en la médula, de estructura similar al axial, pero con sólo una capa de células asimiladoras rodeándolos a cada uno. Están conectados entre sí, pudiendo correr longitudinal o transversalmente (Fig. 9).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La estructura anatómica observada en *Desmarestia* sp. colectada en Chile central presenta un esquema general parecido al de otras especies liguladas del género, como las estudiadas por Pease (1920). Dicha autora concluyó que la diferencia en ancho y grosor de la lámina, en la venación y en la textura del talo, deriva de cantidades relativas distintas de tejidos "primarios" y "secundarios", de la diversidad del

tamaño de sus células y del grosor de las paredes celulares respectivas. Así, por ejemplo, *D. ligulata*, comparativamente la especie con menor expansión laminar del eje principal de las cuatro analizadas por ella, tiene la mayor cantidad de "hifas conductoras" en su estructura interna, mientras que *D. foliacea*, la especie más ancha, debe el escaso grosor de su lámina al pequeño número de capas celulares del talo y a lo delgado de sus paredes celulares.

Con los datos disponibles hasta el presente para las especies liguladas de América del Sur, se puede realizar una comparación similar. Por ejemplo, *D. patagonica* de Argentina, de talo foliáceo ancho (hasta 16 cm) y no ramificado, presenta una corteza con sólo 2 ó 3 estratos de células grandes (Asensi y Gonçalves Carralves 1972). En el otro extremo, *D. ligulata* de la costa atlántica argentina, profusamente ramificada, posee una menor expansión laminar del eje principal (hasta 1 cm) que *Desmarestia* sp. de Chile central y *D. patagonica*, pero el grosor de la corteza es mayor, oscilando entre 180-270 µm la corteza externa y 980-1080 µm la interna (Scrosati, en prensa). Si se amplía el análisis a *D. firma* de Sudáfrica, en cuanto al ancho y al grosor del eje principal aplanado (Anderson 1985), se puede ubicar a esta especie entre los valores promedio de *Desmarestia* sp. de Chile central y *D. patagonica*.

Con respecto a los detalles anatómicos aquí mostrados de *Desmarestia* sp. de Chile central, vistos al microscopio óptico, los resultados son similares a los observados en *D. ligulata* de Argentina (Scrosati, en prensa). Sin embargo, hay una diferencia en las paredes de las células corticales mayores, que son más gruesas en *D. ligulata*.

Con todo lo mencionado, se llega a la conclusión de que existe una relación inversamente proporcional entre el grosor y el ancho del eje principal, que varía de manera aproximadamente continua entre las especies liguladas analizadas de *Desmarestia* de Sudamérica, careciéndose, hasta el presente, de algún carácter anatómico que permita distinguir claramente a las mismas.

Por lo tanto, la identidad taxonómica del morfotipo analizado en el presente trabajo necesita ser determinada con estudios adicionales, como los derivados de comparar aspectos de su ciclo de vida con los de otras especies sudamericanas, resultados que serán publicados en fecha próxima (M.E. Ramírez y A.F. Peters, com. pers.).

En cuanto a la ultraestructura de la pared

celular aquí detallada, coincide con la descripción dada para algas pardas (Dawes, Scott and Bowler 1961, Prescott 1968, Bailey and Bisalputra 1969, Mariani, Tolomio, Baldan and Braghetta 1990). Por lo general, se observan 2 regiones bien diferenciadas. Existe una capa interna ("pared inmediata"), que se encuadra en el grupo III de Kloareg y Quatrano (1988), o sea, formada por microfibrillas paralelas a la superficie celular, las que constituyen laminillas. Por fuera de esta capa se ubica la segunda zona de la pared, con material menos organizado y constituyendo la matriz intercelular amorfa, la que incluye a la "laminilla media" En la superficie externa del talo puede encontrarse una delgada capa adicional, aunque el término "cutícula" para ella es cuestionable (Hanic and Craigie 1969).

Los campos de puntuación primarios encontrados en las paredes de las células del meristodermo serían reportados por primera vez para las Desmarestiales, aunque ya se han observado en células epidérmicas de otras algas pardas, como *Egredia menziesii* (Turner) Areschoug, *Fucus evanescens* C. Agardh (Bisalputra 1966), *F. vesiculosus* Linnaeus (McCully 1965, 1968), *Laminaria digitata* (Hudson) Lamouroux, *L. hyperborea* (Gunn.) Foslie y *L. saccharina* (Linnaeus) Lamouroux (Davies, Ferrier and Johnston 1973). En la epidermis de *Dictyopteris membranacea* (Stackhouse), Batters, Katsaros y Galatis (1988) encontraron plasmodesmos distribuidos en la totalidad de la pared anticlinal (excepto en ciertas zonas engrosadas) y a lo largo de la pared periclinal interna de sus células.

La abundancia de plasmodesmos observada aquí en la pared transversal de los filamentos corticales concuerda con lo encontrado en una especie ligulada de *Desmarestia* del sur de Chile (Stolpe *et al.*, 1991; es la misma especie que la del presente trabajo, según C. Wiencke, com. pers.) y en *D. antarctica* de la isla Rey Jorge/25 de Mayo, en la Antártica (Wiencke *et al.* 1991). El diámetro de los plasmodesmos descritos aquí es similar al encontrado por Núñez O. y Alveal V. (1988) en *D. ligulata* de la Octava Región de Chile, quienes reportaron 45-79 nm. La disposición al azar de los plasmodesmos en toda la pared transversal de las células corticales es diferente de la que existe en la corteza de algas pardas del orden Laminariales, donde los mismos se encuentran en campos de puntuación (Smith 1939, Sideman and Scheirer 1977, Schmitz and Kühn 1982).

La disposición de los plasmodesmos en la pared transversal del filamento axial de *Desmarestia* sp. de Chile central recuerda a una placa cribosa. Pease (1920) encontró algo similar, denominando "tubos cribosos" al filamento axial y a sus filamentos derivados de las especies de *Desmarestia* por ella estudiadas. Además, Stolpe *et al.* (1991), en *Desmarestia* sp del sur chileno, y Wiencke *et al.* (1991), en *D. antarctica*, también reportaron la presencia de numerosos plasmodesmos en dicha pared transversal. En otra entidad del orden Desmarestiales, *Phaeurus antarcticus* Skottsberg, Clayton y Wiencke (1990) también hallaron lo que parecerían ser placas cribosas en el filamento axial.

Es muy posible que estos filamentos tengan una relación directa con la translocación de sustancias (Jönsson 1901, Moe and Silva 1981, Ricker 1987, Stolpe *et al.* 1991, Wiencke *et al.* 1991). En *Desmarestia* sp. de Chile central, la morfología del filamento axial y de los filamentos corticales, especialmente por sus paredes transversales con numerosos plasmodesmos, hace pensar que también podrían cumplir la función de transporte de sustancias a larga distancia por el talo. En tal sentido, como expresan Clayton y Wiencke (1990), son necesarios más estudios para aclarar este tema, así como también el papel que cumple la vaina de células pequeñas asimiladoras que rodea al filamento axial y a sus filamentos derivados.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece profundamente a la Red Latinoamericana de Botánica, que financió una estada de 5 meses en la Universidad de Concepción (Chile). Asimismo, a la Prof. María Eliana Ramírez C. (Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile), a la Prof. Dra. Elena Ancibor (Universidad de Buenos Aires, Argentina), a la Prof. Dra. Mariela González S. (Universidad de Concepción, Chile), a la Prof. Dra. Susana Vigna (Universidad de Buenos Aires), al Laboratorio de MET de la Universidad de Concepción y a los 2 revisores oficiales del manuscrito, Prof. Dr. Patricio Rivera R. y Prof. Krisler Alveal V. Finalmente, vaya un agradecimiento especial para los integrantes del Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción, por haber hecho tan grato el tiempo vivido en la ciudad de Concepción.

BIBLIOGRAFIA

- ASENSI, A.O. y M. GONÇALVES CARRALVES 1972. Una nueva especie de alga parda: *Desmarestia patagonica* Asensi sp. nov. (Phaeophyta - Desmarestiales). Darwiniana 17: 378-383.
- ANDERSON, R.J. 1985. Morphological and taxonomic relationships among branched, ligulate members of the genus *Desmarestia* (Phaeophyceae, Desmarestiales), with particular reference to South African *D. firma*. Can. J. Bot. 63: 437-447.
- BAILEY, A. and T. BISALPUTRA 1969. Some structural aspects of the cell wall of *Ectocarpus acutus* Setchell and Gardner and *Elachista fucicola* (Velley) Areschoug. Phycologia 8(1): 57-63.
- BISALPUTRA, T. 1966. Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. Can. J. Bot. 44: 89-93.
- CLAYTON, M.N. and C. WIENCKE 1990. The anatomy, life history and development of the Antarctic brown alga *Phaeurus antarcticus* (Desmarestiales, Phaeophyceae). Phycologia 29 (3): 303-315.
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. Manual de técnicas en histología vegetal. Hemisferio Sur, Buenos Aires, 83 pp.
- DAVIES, J.M., N.C. FERRIER and C.S. JOHNSTON 1973. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria*. J. mar. Biol. Ass. U. K. 53: 237-246.
- DAWES, C.J., F.M. SCOTT and E. BOWLER 1961. A light-and electron- microscopic survey of algal cell walls. I. Phaeophyta and Rhodophyta. Amer. J. Bot. 48(10): 925-934.
- HANIC, L.A. and J.S. CRAIGIE 1969. Studies on the algal cuticle. J. Phycol. 5: 89-102.
- JÖNSSON, B. 1901. Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Thallus bei den Desmarestieen. Lunds Univ. Årsskr. 37: 1-14.
- KATSAROS, C. and B. GALATIS 1988. Thallus development in *Dictyopteris membranacea* (Phaeophyta, Dictyotales), Br. Phycol. J. 23: 71-88.
- KLOAREG, B. and R.S. QUATRANO 1988. Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 26: 259-315.
- MARIANI, P., C. TOLOMIO, B. BALDAN and P. BRAGHETTA 1990. Cell wall ultrastructure and cation localization in some benthic marine algae. Phycologia 29(2): 253-262.
- MCCULLY, M.E. 1965. A note on the structure of the cell walls of the brown alga *Fucus*. Can. J. Bot. 43: 1001-1004.
- MCCULLY, M.E. 1968. Histological studies on the genus *Fucus* III. Fine structure and possible functions of the

- Fucus* III. Fine structure and possible functions of the epidermal cells of the vegetative thallus. *J. Cell Sci.* 3: 1-16.
- MOE, R.L. and P. C. SILVA 1981. Morphology and taxonomy of *Himantothallus* (including *Phaeoglossum* and *Phyllogigas*) an Antarctic member of the Desmarestiales (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 17: 15-29.
- NÚÑEZ O., M. y K. ALVEAL V. 1988. Estructuras cribadas en algunas algas pardas chilenas. *Gayana, Bot.* 45(1-4): 371-378.
- PEASE, V.A. 1920. Taxonomy and morphology of the ligulate species of the genus *Desmarestia*. *Pub. Puget Sound Biol. Sta.* 2: 313-367.
- PETERS, A.F. and D.G. MÜLLER 1986. Life -history studies- a new approach to the taxonomy of ligulate species of *Desmarestia* (Phaeophyceae) from the Pacific coast of Canada. *Can. J. Bot.* 64: 2192-2196.
- PRESCOTT, G.W. 1968. The algae: a review. Houghton Mifflin Company, Boston, 436 pp.
- RAMÍREZ, M.E., D.G. MÜLLER and A.F. PETERS 1986. Life history and taxonomy of two populations of ligulate *Desmarestia* (Phaeophyceae) from Chile. *Can. J. Bot.* 64: 2948-2954.
- REYNOLDS, E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 17: 208-212.
- RICKER, R.W. 1987. Taxonomy and biogeography of Macquarie Island seaweeds. Henry Ling Ltd., Dorchester, 344 pp.
- SCHMITZ, K. and R. KÜHN 1982. Fine structure, distribution and frequency of plasmodesmata and pits in the cortex of *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. *Planta* 154: 385-392.
- SCROSATI, R.A. (en prensa) Morfología y anatomía de *Desmarestia ligulata* de Argentina y *D. menziesii* de Antártida (Phaeophyceae). *Physis* (Buenos Aires).
- SIDEMAN, E.J. and D.C. SCHEIRER 1977. Some fine structural observations on developing and mature sieve elements in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Amer. J. Bot.* 64(6): 649-657.
- SMITH, A.I. 1939. The comparative histology of some of the Laminariales. *Amer. J. Bot.* 26: 571-585.
- SPURR, A.R. 1969. A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastructure Res.* 26: 31-43.
- STOLPE, U., M.C., WIENCKE, M. CLAYTON and H. LEHMANN 1991. Life history, morphology and development of a ligulate *Desmarestia* species from southernmost Chile. *Br. Phycol. J.* 26(3): 235-245.
- WIENCKE, C., U. STOLPE and H. LEHMANN 1991. Morphogenesis of the brown alga *Desmarestia antarctica* cultivated under seasonally fluctuating Antarctic daylengths. *Ser. Cient. INACH* 41: 65-78.