

ULTRAESTRUCTURA DE ESPOROFITOS JOVENES DE *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh (PHAEOPHYCEAE, LAMINARIALES).

César A. Córdova¹, Nélida S. Tejada^{1†} y Mariela A. González²

RESUMEN

Se investigó el desarrollo anatómico de esporofitos jóvenes de *Macrocystis pyrifera* obtenidos a partir de cigotos en cultivos de laboratorio. Los talos eran monostromáticos luego de dos semanas de crecimiento y las células eran similares entre sí, fotosintéticas y conectadas por campos de puntuación primarios. A las cinco semanas, los talos eran poliestromáticos y estaban diferenciados internamente en meristodermo, corteza y médula. Filamentos cribosos longitudinales aparecieron en la médula, desarrollándose de la corteza interna y rodeados por una matriz intercelular. Cada elemento criboso presentaba un núcleo, cloroplastos y varios plasmodesmos, los cuales estaban distribuidos más o menos al azar en paredes transversales o agrupados en campos de puntuación primarios en paredes longitudinales. Luego de nueve semanas, los talos eran más gruesos y estaban diferenciados morfológicamente en una lámina, estípite y grampón rizoidal. Además de los filamentos cribosos, aparecieron filamentos menores o «hifas» en la médula. Se discute el desarrollo del esporofito joven y la relación de nuestras observaciones con estudios en otras algas pardas.

ABSTRACT

The anatomical development of young sporophytes of *Macrocystis pyrifera* obtained from zygotes in laboratory cultures was investigated. Thalli were monostromatic after two weeks of growth, and cells were similar, photosynthetic, and connected by primary pit fields.

Thalli were polystromatic and differentiated internally into meristoderm, cortex and medulla in the fifth week. Longitudinal sieve filaments appeared in the medulla developing from the inner cortex and they were surrounded by an intercellular matrix. Individual sieve elements contained a nucleus, chloroplasts and several plasmodesmata, which were more or less randomly distributed in transverse walls or they were grouped in primary pit fields in longitudinal walls. Thalli were thicker and differentiated morphologically into a single lamina, stipe and rhizoidal holdfast after nine weeks. In addition to sieve filaments, smaller filaments or «hyphae» appeared in the medulla. Possible developmental pathways to adult stages and the relationship of our finding with other studies for brown algae are discussed.

Key words: alga, Phaeophyceae, Laminariales, *Macrocystis*, ultraestructura, plasmodesmo, desarrollo.

INTRODUCCION

La especie *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. (Phaeophyceae, Laminariales, Lessoniaceae) es el alga de mayor tamaño conocida. Habita principalmente en el submareal rocoso y está ampliamente distribuida en las costas subantárticas del hemisferio Sur y en las del Oeste de Norteamérica (Ricker, 1987). En Sudamérica, donde se la conoce comúnmente como «huiró» o «cachiyuyo», habita las costas del Perú, Chile y Argentina (Kühnemann,

1970; 1972; Ramírez & Santelices, 1991).

El esporofito adulto se caracteriza por exhibir un alto grado de especialización morfo-anatómica (Parker, 1971; Lobban, 1978; Schmitz, 1981). Presenta un talo diferenciado en frondas (incluyendo estípite, flotador, lámina) y grampón (Fritsch, 1945; Parker, 1971; Schmitz, 1981) y, desde el punto de vista anatómico, muestra un meristodermo, una corteza de células parenquimáticas y una médula formada por "hifas", tubos cribosos y filamentos trompeta, estos últimos asociados a la

¹ Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, 14-0002, Lima, Perú.

² Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción, Chile.

translocación de fotosintatos (Oliver, 1887; Sykes, 1908; Parker & Diboll, 1966; Parker, 1971; Barrales *et al.*, 1981; Grenville *et al.*, 1982; Núñez & Alveal, 1988). Sykes (1908) realizó un detallado estudio del crecimiento y la diferenciación de talos adultos de *M. pyrifer* basándose en observaciones sobre plantas macroscópicas. Hasta el momento, no existe una descripción anatómica de estadios juveniles que permita entender el desarrollo de esta especie. Por ello, el objetivo del presente estudio es proporcionar información sobre la ultraestructura de esporofitos jóvenes de hasta nueve semanas de incubación, obtenidos a partir de cultivos en el laboratorio.

MATERIAL Y METODOS

Se recolectó esporofitos fértiles de *M. pyrifer* manualmente, mediante buceo SCUBA, del submareal rocoso (2 m de profundidad) de Punta de Parra (36° 40' S; 72° 58' W), Octava Región, Chile, en marzo de 1991. El material, sumergido en agua de mar, fue trasladado al laboratorio en una cámara de aislamiento térmico.

Fragmentos de talo de 2 x 2 mm conteniendo soros fueron colocados en placas petri con agua de mar enriquecida con solución de Provasoli y se incubó en una cámara de cultivo a 15 °C, con un fotoperíodo de 16:8 (L:O) y una densidad de flujo fotónico de 3.5 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Luego de 24 horas y una vez liberadas las meiosporas, se eliminaron los trozos de talo. Los gametofitos resultantes permanecieron en las mismas condiciones de cultivo hasta la aparición de los primeros esporofitos. Los esporofitos fueron colectados con una pipeta Pasteur y se distribuyeron, agrupados de a cuatro, en una placa multicelda, donde se desarrollaron bajo las mismas condiciones anteriores, excepto la densidad de flujo fotónico, que fue de 35 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para el estudio al microscopio electrónico de transmisión (MET) se fijaron esporofitos de 1 a 9 semanas de incubación, en una solución de acroleína 10% y glutaraldehído 10%

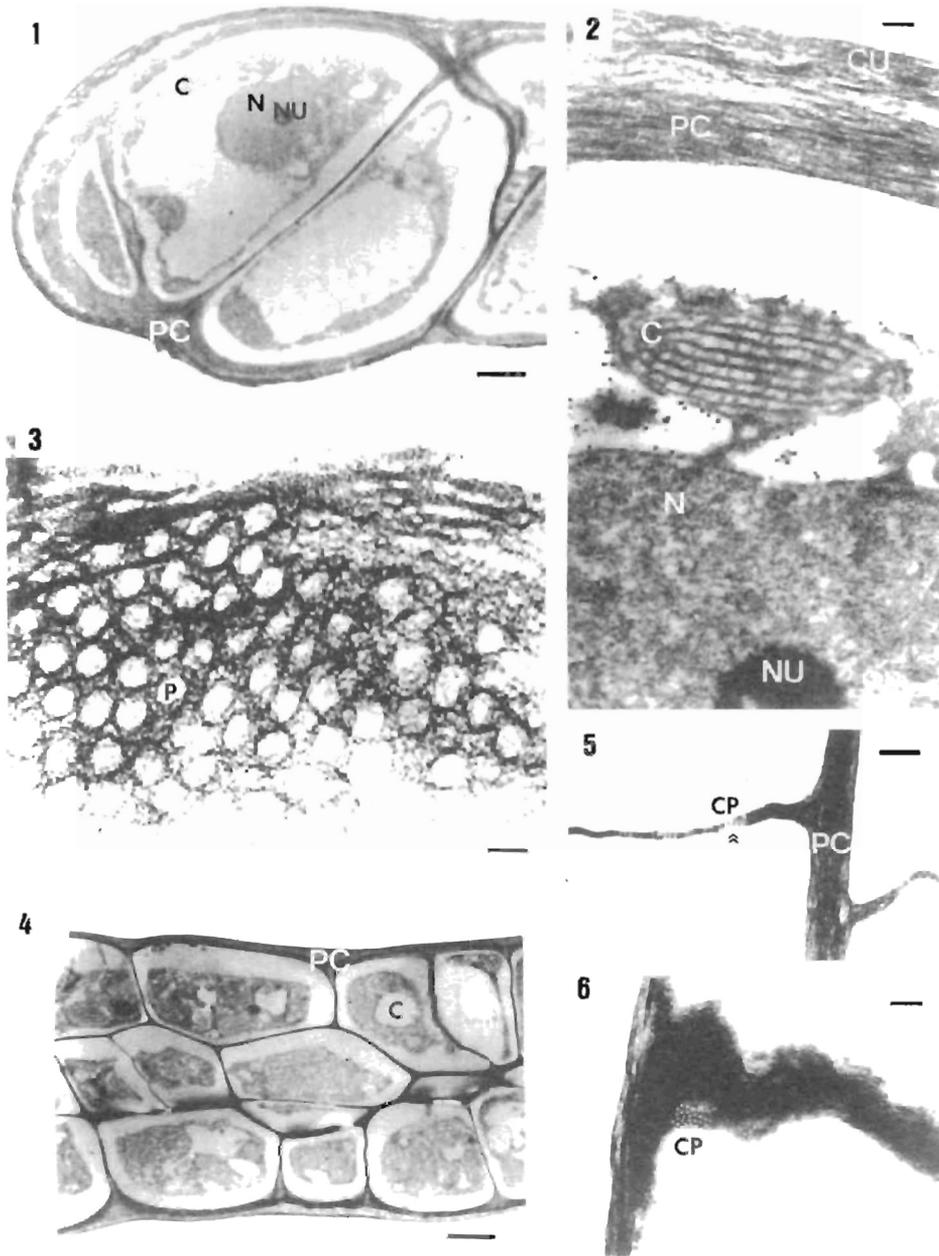
en tampón cacodilato de sodio 0,2 M (pH 7.2) durante 12 h. La postfijación se realizó en tetróxido de osmio al 2 % por 2 h. La deshidratación se llevó a cabo con una serie ascendente de acetona, para luego infiltrar el material en resina Spurr por 12 h a centrifugación lenta (Glauert, 1974). Se efectuaron cortes de 40 a 50 nm de espesor con cuchilla de vidrio en ultramicrotomo Sorval MT 5000 y se tiñeron con acetato de uranilo y citrato de plomo (Reynolds, 1963). Finalmente, fueron observados en un MET Philips EM 200. La medición del diámetro de los poros en las paredes celulares se hicieron en fotografías de más de 1000 aumentos. Cortes de 1 μm de espesor se colorearon con azul de toluidina al 1% y se observaron al microscopio óptico.

RESULTADOS

Los esporofitos de 2 semanas de edad presentan un talo aplanado monostromático (Fig. 1). Las células que lo componen tienen una pared delgada, formada principalmente por microfibrillas paralelas a la superficie celular, y sobre su cara externa se deposita una «cutícula» microfibrilar. El núcleo ocupa gran parte del volumen celular, los cloroplastos, de ubicación parietal, son elipsoidales con 6 a 10 lamelas y se observan una o más vacuolas (Figs. 1 y 2). Entre células contiguas existen campos de puntuación primarios con plasmodesmos de un diámetro promedio de poro de 38,8 nm (Fig. 3).

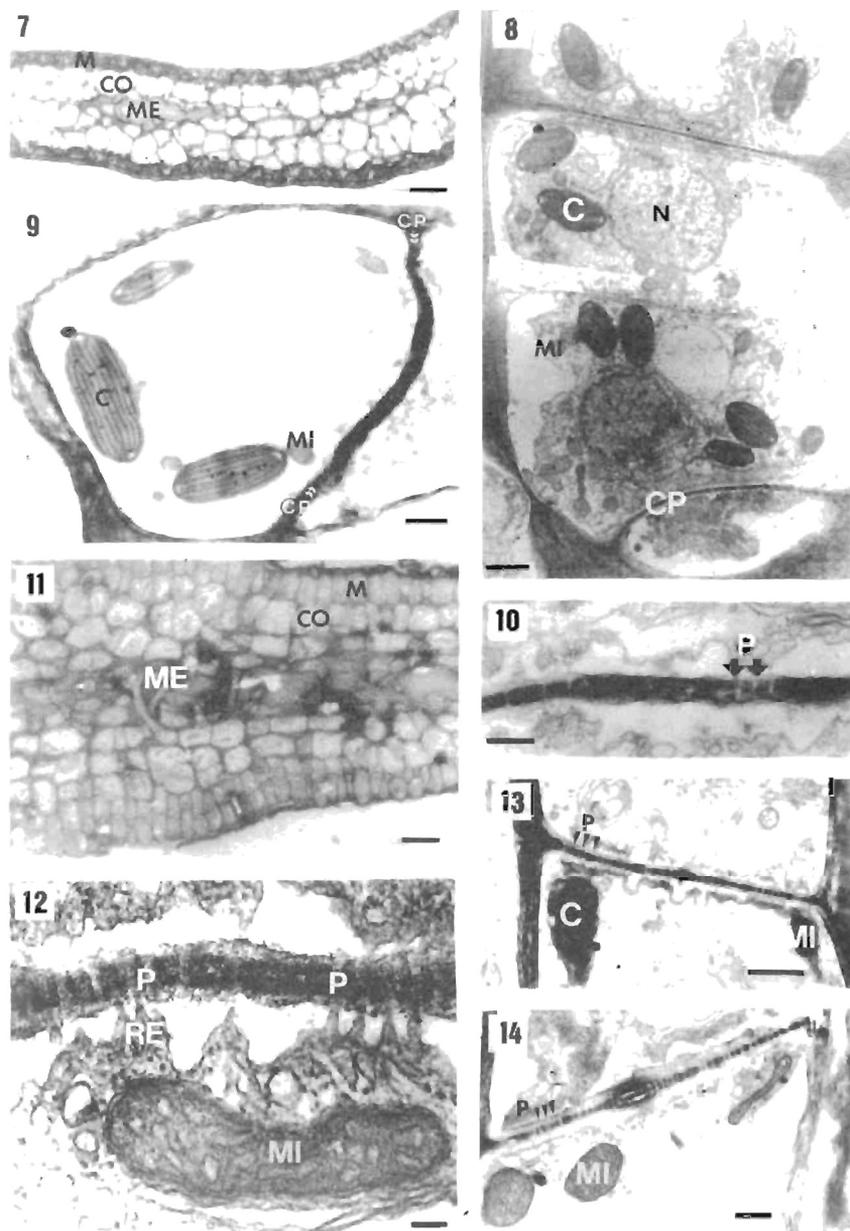
A las 3 semanas de edad, los talos tienen de 3 a 4 capas celulares de espesor, las que no presentan diferencias morfológicas importantes entre sí (Fig. 4). Además, sus características citológicas son similares a las de células del estadio anterior. Los campos de puntuación primarios siguen siendo comúnmente observados (Figs. 5 y 6), con un diámetro promedio de poro de 34,9 nm.

En talos de 5 semanas de edad, ya se observa diferenciación celular. Es posible reconocer células del meristodermo, de la corteza y de la médula (Fig. 7), a la vez que las



Meristodermo (M), corteza (Co), médula (ME), «cutícula», pared celular (PC), núcleo (N), nucleolo (nu), cloroplasto (C), mitocondria (MI), campo de puntuación (CP) y plasmodesmos (P).

Figs. 1-6. Observaciones al i.M.O. (1 y 4) y al M.E.T. (2, 3, 5 y 6) de cortes transversales de esporofitos jóvenes de *M. pyrifer*. **Figs. 1-3.** De dos semanas de edad. **Figs. 4-6.** De tres semanas de edad. **Fig. 1.** Talo uniestratificado. Barra = 2 nm. **Fig. 2.** Célula con una gruesa «cutícula», cloroplasto con 7 bandas de tilacoides y núcleo prominente. Barra = 0,2 nm. **Fig. 3.** Campo de puntuación. Barra = 0,05 nm. **Fig. 4.** Talo de tres hileras de células. Barra = 2 m. **Fig. 5.** Campos de puntuación en la pared celular en vista longitudinal. Barra = 0,5 nm. **Fig. 6.** Campos de puntuación en vista tangencial. Barra = 0,4 nm.



Meristodermo (M), corteza (Co), médula (ME), «cutícula», pared celular (PC), núcleo (N), nucleolo (nu), cloroplasto (C), mitocondria (MI), campo de puntuación (CP) y plasmodesmos (P).

Figs. 7-14. Observaciones al M. O. (7 y 11) y al M.E.T. (8-10 y 12-14) de cortes transversales de esporofitos jóvenes de *M. pyrifera*. **Figs. 7-9.** De cinco a seis semanas de edad. **Figs. 11-14.** De siete a nueve semanas de edad. **Fig. 7.** Corte longitudinal del talo mostrando meristodermo, corteza y médula. Barra = 20 nm. **Fig. 8.** Filamento criboso de la médula mostrando un campo de puntuación lateral (flecha) compartido con un filamento adyacente. Barra = 1,25 nm. **Fig. 9.** Elemento criboso con campos de puntuación. Barra = 2,5 nm. **Fig. 10.** Campos de puntuación con plasmodesmos asociados con sistemas de membranas (flechas). Barra = 0,5 nm. **Fig. 11.** Corte longitudinal del talo mostrando meristodermo, corteza y médula. Barra = 20 nm. **Fig. 12.** Area cribosa con plasmodesmos. Barra = 0,5 nm. **Figs. 13 y 14.** Areas cribosas con plasmodesmos, aparentemente distribuidos al azar, asociados a retículo endoplásmico y mitocondrias. Barra = 0,2 nm.

plántulas incrementan el número de capas celulares. Las células del meristodermo son pequeñas y presentan varios cloroplastos similares a los descritos. Las células corticales son de mayor tamaño, con un núcleo relativamente más pequeño que el de las células del meristodermo, un menor número de cloroplastos y un citoplasma reducido por la presencia de una gran vacuola central. Se reconocen numerosos campos de puntuación primarios con plasmodesmos. En la región medular, se observan filamentos longitudinales de células de 5 a 10 μm de diámetro, con una matriz intercelular amorfa abundante (Figs. 7, 8 y 9). Presentan núcleo, mitocondrias, cloroplastos y un mayor número de vacuolas de menor tamaño que en las células corticales. Las mitocondrias están concentradas en la cercanía de la pared transversal de los filamentos (Fig. 8). Dicha pared, que oscila entre 5 y 10 μm de diámetro, se encuentra atravesada por numerosos plasmodesmos con un diámetro de poro de 43,5 nm.

En algunos casos, estos plasmodesmos se encuentran distribuidos al azar; en otros, agrupados en la periferia y relativamente más aislados entre sí en la zona central. En las cercanías de los mismos se puede observar retículo endoplásmico (Figs. 8, 10 y 12). En ocasiones, se pueden ver campos de puntuación primarios con plasmodesmos conectando filamentos medulares contiguos a través de sus paredes laterales (Fig. 8).

Entre la séptima y novena semana de edad, los talos presentan un mayor número de estratos celulares (Fig. 11) y están constituidos por una lámina, un estúpide y rizoides. Frecuentemente, y tal como en estadíos más jóvenes, se observan campos de puntuación primarios comunicando células del meristodermo, células de la corteza y células meristodérmicas y corticales entre sí. En la médula, los filamentos longitudinales presentan plasmodesmos aparentemente dispuestos al azar en sus paredes transversales (Fig. 14), en la cual se observan dos capas, la interna más electrodensa que la externa (Fig. 13). Los po-

ros presentan un diámetro promedio de 38,5 nm. Además, en la médula existen otros filamentos más delgados, que se disponen oblicua o transversalmente, conectándose directamente con células de la corteza interna (Fig. 11).

DISCUSION

Los esporofitos de *Macrocystis pyrifera* de hasta dos semanas de edad presentan un talo uniestratificado con células indiferenciadas, con alta capacidad de división y de realizar fotosíntesis, características que sólo se mantienen en las células de los estratos externos hasta las nueve semanas de duración del estudio. Estas características corresponden a las células del meristodermo ya descritas por Fritsch (1945) y Parker (1971) en plantas adultas del orden Laminariales. Las células parenquimáticas de la corteza que se diferencian posteriormente, coincide con lo señalado para esporofitos adultos de *M. pyrifera* (Parker, 1971) y de *M. integrifolia* (Shih *et al.*, 1983).

La presencia de campos de puntuación con plasmodesmos en el meristodermo y corteza ha sido también señalada para ejemplares adultos de otras especies de algas pardas, además de *M. pyrifera* (Parker y Huber, 1965). Así, Davies *et al.*, (1973), Sideman y Scheirer (1977), Schmitz y Kühn (1982) y Chung *et al.*, (1987) los citaron en *Laminaria*, Scrosati (1993) en *Lessonia*, Bisalputra (1966) en *Egregia* y *Fucus*, McCully (1965; 1968) en *Fucus* y Scrosati (1992) en *Desmarestia*. El diámetro promedio de los poros, aquí presentado, se encuentra comprendido entre los valores dados por dichos autores, aproximadamente entre 30 y 60 nm. En esporofitos jóvenes de *M. pyrifera* de sólo dos células, Gherardini y North (1971) también observaron poros en la pared transversal, pero dispuestos de manera aislada. Las células de la corteza se diferencian posteriormente como resultado de divisiones anticlinales y periclinales, coincidiendo con lo señalado para esporofitos adultos de *M. pyrifera* (Parker,

1971) y de *M. integrifolia* Bory (Shih *et al.*, 1983).

Los primeros filamentos longitudinales aparecen en la médula a la quinta semana de edad, y es el resultado de la diferenciación de las células más internas de la corteza. Así, paulatinamente se produce un alargamiento longitudinal de dichas células, formación de nuevos tabiques transversales y producción de abundante matriz intercelular, lo que va separando a los filamentos medulares de las células de la corteza interna. Los cambios observados en el protoplasto coinciden, en general, con las observaciones efectuadas sobre procesos semejantes en *Nereocystis* (Schmitz & Srivastava, 1976), *Laminaria* (Schmitz & Srivastava, 1974; Sideman & Scheirer, 1977) y *Alaria* (Schmitz & Srivastava, 1975). Además de los plasmodesmos de la pared transversal de estos filamentos, también se observan campos de puntuación primarios conectando paredes laterales, estructuras que todavía no han sido descritas hasta el presente en estudios anatómicos de otras especies del orden Laminariales. Es probable que dichas estructuras se produzcan allí durante la formación de las células, a partir de la corteza interna. Sykes (1908) afirma que en etapas posteriores, la continua separación que se produce entre los filamentos medulares podría ser el principio de conexiones filamentosas entre los mismos a partir de esos campos de puntuación.

A las nueve semanas de cultivo, la médula se va engrosando como resultado de la incorporación de nuevos filamentos longitudinales que se diferencian desde la corteza, de la continua formación de matriz intercelular y de la producción de los filamentos llamados «hifas» (Sykes, 1908; Fritsch, 1945) o filamentos asociados (Parker & Huber, 1965) por parte de las células de la corteza interna.

Es ya conocida la importancia que tienen los «tubos cribosos»¹ o filamentos cribosos perimedulares en la translocación de sustancias a lo largo del talo adulto de *Macrocystis* (Parker, 1965; 1966; Shih *et al.*, 1983). Las

células que los componen (elementos cribosos) tienen placas cribosas con poros entre 0,45 μm y 4,50 μm de diámetro, según las especies, la edad de la planta y la ubicación anatómica (Parker & Huber, 1965; Schmitz, 1981; Hay, 1986; Núñez & Alveal, 1988). También se señala la presencia de otros filamentos en la médula, de posición más interna, los llamados filamentos trompeta (Smith, 1939) o filamentos cribosos medulares (Esau, 1969). Los elementos cribosos que lo constituyen poseen áreas cribosas (término utilizado aquí según Esau, 1969; Sideman & Scheirer, 1977; Schmitz, 1990), con poros de mucho menor diámetro (Parker & Huber, 1965). Los filamentos trompeta serían homólogos a los «tubos cribosos», pero se formarían en etapas más tempranas de la vida del esporofito. La característica forma de trompeta se produce debido a la tensión diferencial al crecer la planta en longitud; además, los poros finalmente se ocluyen con calosa, perdiendo así su capacidad de translocación (Sykes, 1908; Schmitz, 1990). En el caso de los filamentos medulares longitudinales aquí descritos, su ubicación y las características de sus paredes transversales y de los poros que hay en ella permiten suponer que se trata de los primeros filamentos cribosos en formación, los que se diferenciarían en filamentos trompeta al crecer la planta. Los grupos de poros hallados en la periferia de las paredes transversales de algunos filamentos longitudinales medulares han sido observados en ápices de plantas adultas. Sykes (1908) postula que esas estructuras serían etapas intermedias en la formación de los grandes poros de los «tubos cribosos», en un proceso que involucra la síntesis y posterior degradación de materiales de la pared celular, dado que el diámetro de los poros encontra-

¹ El término «tubos cribosos» figura aquí entre comillas porque, si bien estas estructuras de las Laminariales son bastante parecidas a los tubos cribosos del floema de las plantas vasculares terrestres, difieren en algunos aspectos importantes (Esau, 1969; Schmitz, 1990).

dos en las paredes transversales de estos primeros filamentos cribosos es semejante al de los campos de puntuación primarios y, debido a que no hay diferencias ultraestructurales importantes entre ambos, se ha llamado plasmodesmos a las conexiones citoplasmáticas que los atraviesan, criterio seguido también por Parker & Huber (1965) y Parker (1971). Dichas paredes transversales podrían ser consideradas como campos de puntuación primarios especializados (Sideman & Scheirer, 1977). El diámetro de poro medido aquí en estas paredes es uno de los menores entre los encontrados en elementos cribosos de ejemplares macroscópicos de otras algas pardas (Schmitz, 1990). Para determinar si los filamentos medulares longitudinales de talos de 9 semanas de *M. pyrifera* cumplen ya la función de translocación de fotosintatos, es necesario llevar a cabo estudios fisiológicos.

En este estudio se han reconocido aspectos de la ontogenia de las etapas juveniles de los esporofitos de *M. pyrifera*.

Agradecimientos: Se agradecen las sugerencias y críticas recibidas de Krisler Alveal, Héctor Romo y Ricardo Scrosati. César Córdova agradece la beca otorgada por la Red Latinoamericana de Botánica que permitió realizar el presente trabajo en la Universidad de Concepción, Chile. Del mismo modo, se agradece el apoyo recibido del personal del Laboratorio de Microscopía Electrónica y del Laboratorio de Cultivo de Algas de la misma Universidad por su valiosa colaboración para el desarrollo del presente trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- BARRALES, H. L., PETERSON, R. L., GRENVILLE, D. J. & GERRATH, F., 1981. Use of clearing and fluorescence techniques in anatomical studies of the sporophyte of *Macrocystis* (Phaeophyceae, Laminariales). *Phycologia* 20(4): 392-396.
- BISALPUTRA, T. 1966. Electron microscopy study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. *Can. J. Bot.* 44: 89-93.
- CHUNG, I. K., LEDBETTER, M. C. & BRINKHUIS, B.H. 1987. Fine structure of *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. *The Korean J. Phycol.* 2(2): 147-171.
- DAVIES, J. M., FERRIER, N. C. & JOHNSTON, C. S. 1973. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapteron of *Laminaria*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 53: 237-246.
- ESAU, K. 1969. The phloem. *In: LINSBAUER, K. (Ed.). Handbuch der Pflanzenanatomie.* 5(2). Gebruder Borntraeger, Berlin, pp. 263-271
- FRITSCH, F. E. 1945. The structure and reproduction of algae. Vol. 2. London, Cambridge University Press, 939 pp.
- GHERARDINI, G. L. & NORTH, W. J. 1971. Electron microscopic studies of *Macrocystis pyrifera* zoospores, gametophytes and early sporophytes. *Proc. Seventh Int. Seaweed Symp.* : 172-180.
- GLAUERT, A. U. 1974. Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. *In: GLAUERT, A. U. (Ed.) Practical methods in electron microscopy.* Amsterdam, North Holland Publishing Co., pp. 1-201.
- GRENVILLE, D. J.; PETERSON, R. L.; BARRALES, H. L. & GERRATH, J. F. 1982. Structure and development of the secretory cells and ducts system in *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh. *J. Phycol.* 18: 232-240.
- HAY, C. H. 1986. A new species of *Macrocystis* C. Ag. (Phaeophyta) from Marion Island, southern Indian ocean. *Phycologia* 25(2): 241-252.
- KÜHNEMANN, O. 1970. Algunas consideraciones sobre los bosques de *Macrocystis pyrifera*. *Physis* 29(79): 273-296.
- 1972. Bosquejo fitogeográfico de la vegetación marina del litoral argentino. *Physis* 31(82): 117-142.
- LOBBAN, C. S. 1978. The growth and death of the *Macrocystis* sporophyte (Phaeophyceae, Laminariales). *Phycologia* 17(2): 196-212.
- MCCULLY, M. E. 1965. A note on the structures 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 epidermal cells of the vegetative thallus. *J. Cell. Sci.* 3: 1-16.
- NUÑEZ, O. M. & ALVEAL, K. 1988. Estructuras

- cribadas en algunas algas pardas chilenas. *Gayana Bot.* 45(1-4): 371-378.
- OLIVER, F. W. 1887. On the obliteration of the sieve tubes in Laminariae. *Ann. Bot.* 1(2): 95-117.
- PARKER, B. C. 1965. Translocation in the giant kelp *Macrocystis* I. Rates, direction, quantity of C^{14} -labeled products and fluoreccin. *J. Phycol.* 1: 41-46.
- PARKER, B. C. 1966. Translocation in *Macrocystis* III. Composition of sieve tube exudate and identification of the major C^{14} -labeled products. *J. Phycol.* 2: 38-41.
- PARKER, B. C. 1971. The internal structure of *Macrocystis*. In: NORTH, W. J. (Ed.) *The Biology of Giant Kelp Beds (Macrocystis) in California*. Beihefte zur Nova Hedwigia 32: 99-121.
- PARKER, B. C. & HUBER, J. 1965. Translocation in *Macrocystis* II. Fine structure of the sieve tubes. *J. Phycol.* 1: 172-179.
- PARKER, B. C. & DIBOLL, A. G. 1966. Alcian stains for histochemical localization of acid and sulphate polysaccharides in algae. *Phycologia* 6: 37-46.
- RAMIREZ, M. E. & SANTELICES, B. 1991. Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa templada del Pacífico de Sudamérica. Santiago, Publicaciones Periódicas Pontificia Universidad Católica de Chile. *Monogr. Biol.* 5: 1-437
- 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 Mcquarie Island Seaweeds. Dorchester, Henry Ling Ltd. The Dorset Press, 344 p.
- SCHMITZ, K. 1981. Translocation. In: LOBBAN, C. S. & WYNNE, M. J. (Eds.) *The Biology of Seaweeds*. Botanical Monographs. 17. Oxford, Blackwell Sci. Publ., pp. 534-558.
- SCHMITZ, K. 1990. Algae. In: BEHNKE, H. D. & SJOLUND, R. D. (Eds.) *Sieve Elements*. Berlin, Springer-Verlag. pp. 1-18.
- SCHMITZ, K. & SRIVASTAVA, L. M. 1974. Fine structure and development of sieve tubes in *Laminaria groenlandica* Rosenv. *Cytobiologie* 10(1): 66-87.
- SCHMITZ, K. & SRIVASTAVA, L. M. 1975. On the fine structure of sieve tubes and the physiology of assimilate transport in *Alaria marginata* Postels et Ruprecht. *Can. J. Bot.* 53(9): 861-876.
- SCHMITZ, K. & SRIVASTAVA, L. M. 1976. The fine structure of sieve elements of *Nereocystis luteana* Am. *J. Bot.* 63 (5): 679-693.
- SCHMITZ, K. & KÜHN, R. 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. 1992. Estudio anatómico de un morfotipo ligulado de *Desmarestia* (Phaeophyceae, Desmarestiales) de Chile central. *Gayana Bot.* 49 (1-4): 17-24.
- SCROSATI, R. A. 1993. Estudio anatómico de *Lessonia nigrescens* (Phaeophyceae, Laminariales) de Chile. *Darwiniana* 32(1-4): 271-278.
- SHIH, M. L., FLOCH, J. Y. & SRIVASTAVA, L. M. 1983. Localization of C^{14} -labeled assimilates in sieve elements of *Macrocystis integrifolia* by histoautoradiography. *Can. J. Bot.* 61: 157-163.
- SIDEMAN, E. J. & SCHEIRER, D. C. 1977. Some fine structural observations on developing and mature sieve elements in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Am. J. Bot.* 64(6): 649-657.
- SMITH, A. I. 1939. The comparative histology of some of the Laminariales. *Am. J. Bot.* 26: 571-585.
- SYKES, M. G. 1908. Anatomy and histology of *Macrocystis pyrifera* and *Laminaria saccharina*. *Ann. Bot.* 22(86): 291-325.