

---

## ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS EN ALGUNAS ESPECIES DE MANGLES

JAIME POLANIA

Apartado 52908. Bogotá

### RESUMEN

Se estudia el papel del manitol, así como de la prolina en el equilibrio osmótico de *Aegiceras corniculatum*, *Aegialitis annulata* y *Laguncularia racemosa*, tres especies de mangles. Las plantas crecieron en cultivo hidropónico por varios años, antes de ser sometidas a los experimentos aquí reseñados. Plantas sometidas a tratamientos de diferentes salinidades, así como de "choque", fueron divididas en sus partes y en ellas se analizaron las concentraciones de los principales iones y de los compuestos de bajo peso molecular. Concentraciones altas de metabolitos fueron detectadas en todas las partes de las plantas bajo estudio. Se discute el papel del manitol como compuesto osmótico global.

### SUMMARY

The role of manitol and proline on the osmotic balance of *Aegiceras corniculatum*, *Aegialitis annulata* and *Laguncularia racemosa* were studied. Mangrove plants were grown in hydroponic cultures for several years before using them for the experiments described here. The plants grown in different salt concentrations and "shock" treatments were divided in their parts and the ion concentrations of the low molecular weight compounds of each part were analysed. High concentrations of osmotic compounds were found in all plant parts. The role of mannitol, as an overall osmotic compound, is discussed.

Palabras claves: Mangles, adaptación, balance osmótico, manitol

## INTRODUCCION

Con el término "manglar" se designa una asociación taxonómicamente diversa de árboles y arbustos leñosos, que caracterizan la vegetación intermareal de muchas costas tropicales y subtropicales protegidas. Estas plantas poseen una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas en común (cf. Saenger 1982, Clough et al. 1982, Clough 1984, Ball 1988a), que les permiten crecer en ambientes inestables y rudos. Aproximadamente 80 especies de plantas, pertenecientes a 30 géneros de 20 familias diferentes, comparten algunas de estas adaptaciones (cf. Chapman 1984, Hutchings & Saenger 1987).

Entre las adaptaciones morfológicas se mencionan las raíces zancos de las especies del género *Rhizophora*, las raíces cable del género *Avicennia* o las raíces tabloides de *Pelliciera rhizophorae*, que les permiten crecer en sustratos blandos, mientras el desarrollo de lenticelas, tejido aerenquimático y neumatóforos facilitan el intercambio gaseoso (cf. Curran, 1985; Hutchings & Saenger, 1987; Prah et al., 1990). El desarrollo de embriones (plantas vivíparas) es una característica de varias especies de mangles, y su más notable adaptación reproductiva.

En cuanto a la fisiología, las adaptaciones incluyen la resistencia a la salinidad. La abundancia de sal es la característica simple más importante de los ambientes de manglar. El hecho de que las especies de mangle sean capaces de crecer sobre sustratos muy salinos, y que incluso crezcan mejor en presencia de sal (Connor, 1969; Downton, 1982; Werner & Stelzer, 1990) sugiere que controlan la absorción de iones y mantienen un balance hídrico fisiológicamente aceptable. Para Larcher (1984), esta adaptación tiene varios componentes, los cuales pueden ser divididos en dos grupos: mecanismos de regulación y mecanismos de tolerancia salina. Los primeros comprenden: 1) evitar la absorción de sal, 2) eliminar la sal, y 3) diluirla. La tolerancia salina es definida como la propiedad del protoplasma para enfrentar las altas concentraciones iónicas. Esta tolerancia incluye la compartimentación iónica en el protoplasto, así como la tolerancia a efectos tóxicos y osmóticos de las altas concentraciones iónicas.

Los mangles presentan un mecanismo de ultrafiltración a nivel de las raíces (Scholander et al. 1962, 1966; Rains & Epstein, 1967; Scholander, 1968) que les permite absorber agua del medio, mientras excluyen efectivamente los iones; si bien las bases físicas y bioquímicas de este fenómeno han sido pobremente comprendidas (Field 1984). La eliminación de la sal sucede por medio de glándulas en las hojas de *Acanthus*, *Aegiceras*, *Aegialitis Avicennia* y *Sonneratia*, de estructura sorprendentemente similar.

Las plantas de mangle acumulan cantidades considerables de sal, no sólo en sus hojas sino en diferentes órganos (Watler & Steiner, 1936; Scholander et al., 1962, 1966; Spain & Holt, 1980). Sin embargo, las concentraciones foliares registradas, tanto de Na<sup>+</sup> como de Cl<sup>-</sup>, aunque altas, corresponden sólo del 50 % al 70 % de los potenciales osmóticos totales medidos (cf. Clough et al. 1982; Stewart & Ahmad, 1983). Este hecho implica que las plantas requieren de otros compuestos para

establecer un equilibrio iónico. En mangles, han sido registradas altas concentraciones de manitol, 1D-0-metil-mucoinositol, quebrachitol, prolina o glicinbetaína, tanto en sus hojas (Stewart & Ahmad, 1983; Popp, 1984; Popp et al., 1985), como también en otros órganos (Popp & Polanía, 1989; Thonke, 1990; Polanía, 1990). Estas sustancias pueden ejercer el papel ya señalado. Aquí se estudiarán las sustancias que pueden funcionar como solutos compatibles en el citoplasma. Se observará el comportamiento de estos compuestos en algunas especies de mangle de Australia y Colombia - que presentan o no glándulas secretoras -, bajo condiciones diversas de salinidad en el medio.

### MATERIALES Y METODOS

Los experimentos aquí reseñados fueron llevados a cabo con plantas cultivadas en invernadero en el Instituto de Fisiología Vegetal de la Universidad de Viena (Austria). Las condiciones de crecimiento de las plantas de tres años de edad fueron las siguientes: luz artificial y temperaturas diurnas entre 28-30°C y nocturnas, alrededor de los 20°C. Las plantas crecieron sobre sustrato de arcilla hinchada inerte con suministro de agua marina preparada con sal comercial para acuarios. A las soluciones correspondientes se les añadió 1mM NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>, 1mM NH<sub>4</sub>CL, 0.1 mM KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> y 0.05 mM FeEDta. Las determinaciones de iones (absorción-atómica) y solutos (gas cromatografía y fotometría) se hicieron según Popp, 1984a, b; Popp et al., 1985, y Polanía 1990.

### RESULTADOS

Al comparar las concentraciones, tanto de iones como de metabolitos en los diferentes órganos de las plantas, surge la cuestión de la forma en que éstas deben ser presentadas. El uso de material seco impide hacer inferencias sobre las relaciones osmóticas, mientras que el uso de material fresco induce ciertas inexactitudes, dado que es difícil establecer el verdadero contenido de agua de una raíz.

En la tabla 1 se señalan las concentraciones de Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> y manitol en diversas partes de plantas de *Laguncularia racemosa* sometidas a tratamiento de choque ("up shock"). Las plantas control fueron cultivadas en 25 % de agua marina, y las restantes, transplantadas a una concentración de 125 % durante ocho días. El contenido de manitol se incrementó en un 215 %, mientras que los de Cl<sup>-</sup> y Na<sup>+</sup> en 139 % y 142 % respectivamente (tabla 1). Mientras las mayores concentraciones de sodio y cloro se detectaron en las raíces de las plantas, las del alditol-manitol fueron menores en comparación a las hojas y las raíces. Se aprecia que en todas las partes, las concentraciones detectadas el día 8 fueron sensiblemente mayores con respecto a las plantas control. Los valores medidos para las hojas aparecen expresados gráficamente en la figura 1, donde se nota un aumento gradual de manitol a lo largo del experimento.

En la tabla 2 aparecen las mismas concentraciones referidas al peso fresco. Si bien las tendencias son las mismas antes mencionadas, se debe señalar que las mayores

Tabla 1. Concentraciones iónicas y de manitol de diferentes partes de *Laguncularia racemosa*. Las plantas control crecieron por tres años en agua marina al 25%. Las demas fueron transplantadas a agua marina al 125%. Plantas completas cosechadas y divididas en hojas, tallos y raíces. Datos promedio ( $\pm$  desviación estandar) de tres ocuatro plantas.

		mMol • Kg-1 peso seco			
		Na+	K+	Cl-	Manitol
Raíces	Control	795	240	707	195
	$\pm$	144	41	82	63
	Día 1	879	302	1002	213
	$\pm$	102	29	86	61
	Día 8	927	460	1286	277
	$\pm$	116	39	20	41
Hojas	Control	544	327	903	203
	$\pm$	88	72	54	58
	Día 1	367	296	980	202
	$\pm$	41	56	157	82
	Día 8	743	347	1203	415
	$\pm$	54	19	68	53
Tallos	Control	362	335	403	305
	$\pm$	30	55	15	42
	Día 1	402	288	587	277
	$\pm$	94	37	77	78
	Día 8	375	362	603	362
	$\pm$	19	16	34	18

concentraciones se manifestaron en hojas y tallos, y que algunas relaciones entre los valores del día 1 y el 8 del experimento, se modificaron. A manera de ejemplo, se aprecian en la figura 2 las variaciones de la concentración de manitol comparadas con las de sodio y cloro en las hojas durante el experimento de un "up shock". Es de resaltar que transcurrido un día de experimento, las plantas acumulan tanto iones cloro y sodio como manitol en sus hojas (figura 1), pero asimismo absorben agua del medio, de tal manera que las respectivas concentraciones referidas al peso fresco resultan menores que las de las plantas control (figura 2).

Cuatro o cinco plantas de *Aegiceras corniculatum* sometidas por tres años a concentraciones de 10 % y 100 % de agua marina fueron cosechadas y divididas en sus partes (tabla 3). Las ramas de plantas fueron divididas en corteza y madera, siendo el contenido de Na+ y Cl- de la segunda, sensiblemente menor (casi siempre alrededor de 50 %) que el de la corteza. Se aprecian también las concentraciones de iones cloro, sodio y potasio encontradas, así como las del alditol manitol. Es digno de resaltar que, aunque los contenidos de cloro y sodio son sensiblemente menores en las plantas del tratamiento con 100% de agua de mar, el de manitol es superior al de las plantas sometidas a 10% de agua de mar. La concentración de

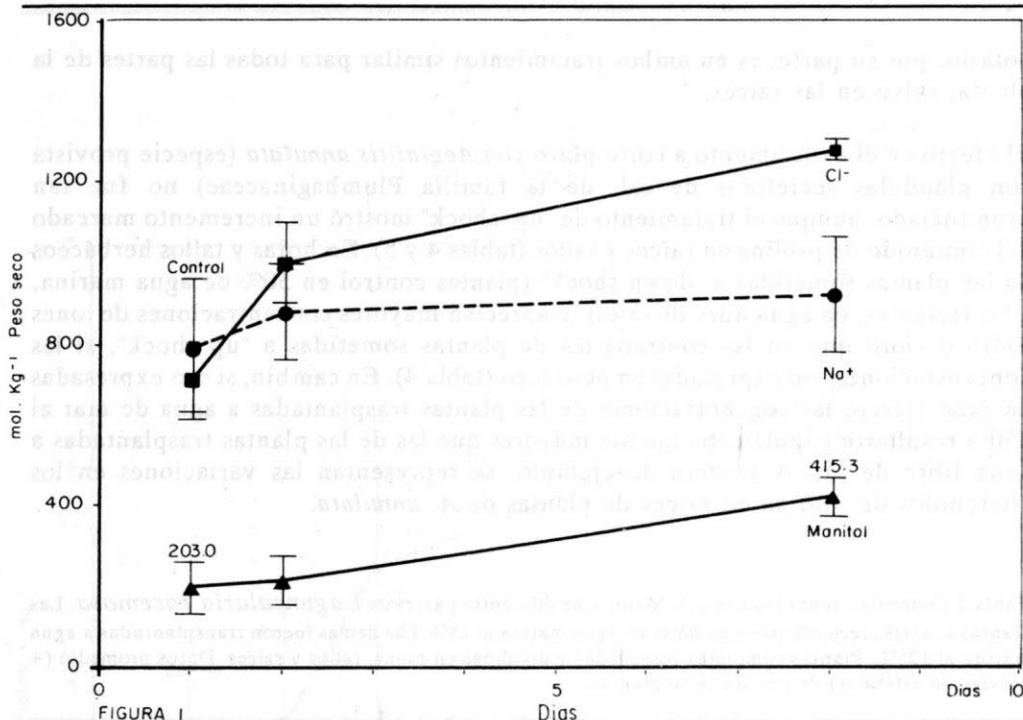


FIGURA 1  
 Fig. 1. Variación de las concentraciones de manitol Na<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup> en hojas de plantas de *laguncularia racemosa* sometidas a "up shock" (de agua marina al 25% a agua marina al 125% de concentración) durante 8 días. Los puntos representan valores medios de tres o cuatro plantas, y las barras verticales representan la desviación estándar

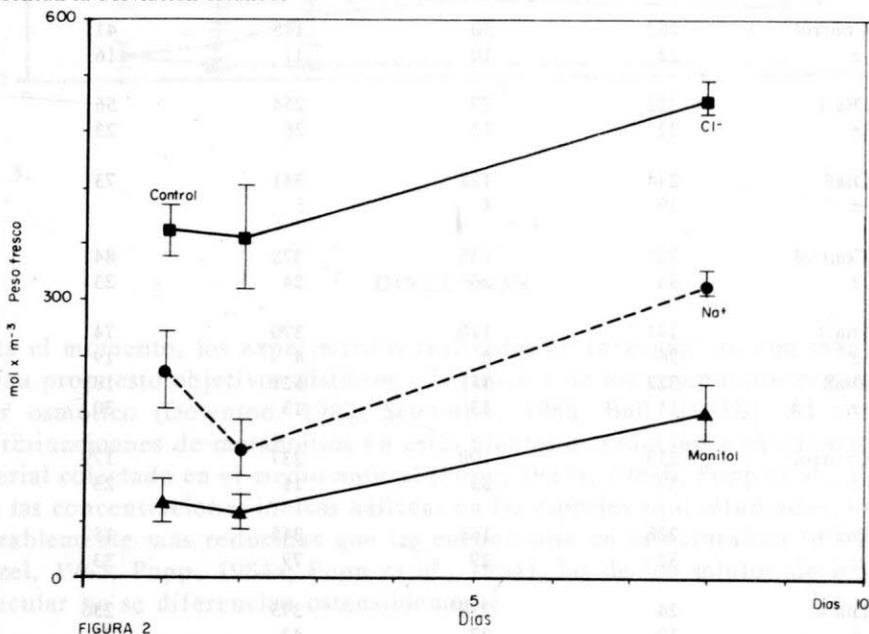


FIGURA 2  
 Fig. 2. Variación de las concentraciones de manitol, Na<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup> en hojas de plantas de *Laguncularia racemosa* sometidas a "up shock" (de agua marina al 25% a agua marina al 125% de concentración) durante 8 días.

potasio, por su parte, es en ambos tratamientos similar para todas las partes de la planta, salvo en las raíces.

El efecto en el experimento a corto plazo con *Aegialitis annulata* (especie provista con glándulas secretoras de sal, de la familia Plumbaginaceae) no fue tan pronunciado, aunque el tratamiento de "up-shock" mostró un incremento marcado del contenido de prolina en raíces y tallos (tablas 4 y 5). En hojas y tallos herbáceos de las plantas sometidas a "down shock" (plantas control en 50% de agua marina, y las restantes, en agua libre de sales) se aprecian mayores concentraciones de iones sodio o cloro que en las contrapartes de plantas sometidas a "up shock", si las concentraciones son expresadas en peso seco (tabla 4). En cambio, si son expresadas en peso fresco, las concentraciones de las plantas trasplantadas a agua de mar al 150% resultaron significativamente mayores que las de las plantas trasplantadas a agua libre de sal. A manera de ejemplo, se representan las variaciones en los contenidos de prolina en raíces de plantas de *A. annulata*.

Tabla 2. Concentraciones iónicas y de Manitol de diferentes partes de *Laguncularia racemosa*. Las plantas control crecieron por tres años en agua marina al 25%. Las demás fueron trasplantadas a agua marina al 125%. Plantas completas cosechadas y divididas en hojas, tallos y raíces. Datos promedio (+ desviación estandar) de tres o cuatro plantas.

		MMol * M-3 peso fresco			
		Na+	K+	Cl-	Manitol
Raíces	Control	162	50	145	41
	±	22	10	11	16
	Día 1	222	77	254	56
	±	22	12	26	23
	Día 8	244	122	341	73
	±	19	4	5	
Hojas	Control	226	135	375	84
	±	36	26	24	23
	Día 1	141	110	370	74
	±	26	6	4	19
	Día 8	322	151	521	181
	±	11	13	13	30
Tallos	Control	213	198	237	179
	±	17	33	11	23
	Día 1	228	168	345	157
	±	32	29	79	33
	Día 8	24	238	395	236
	±	10	27	42	27

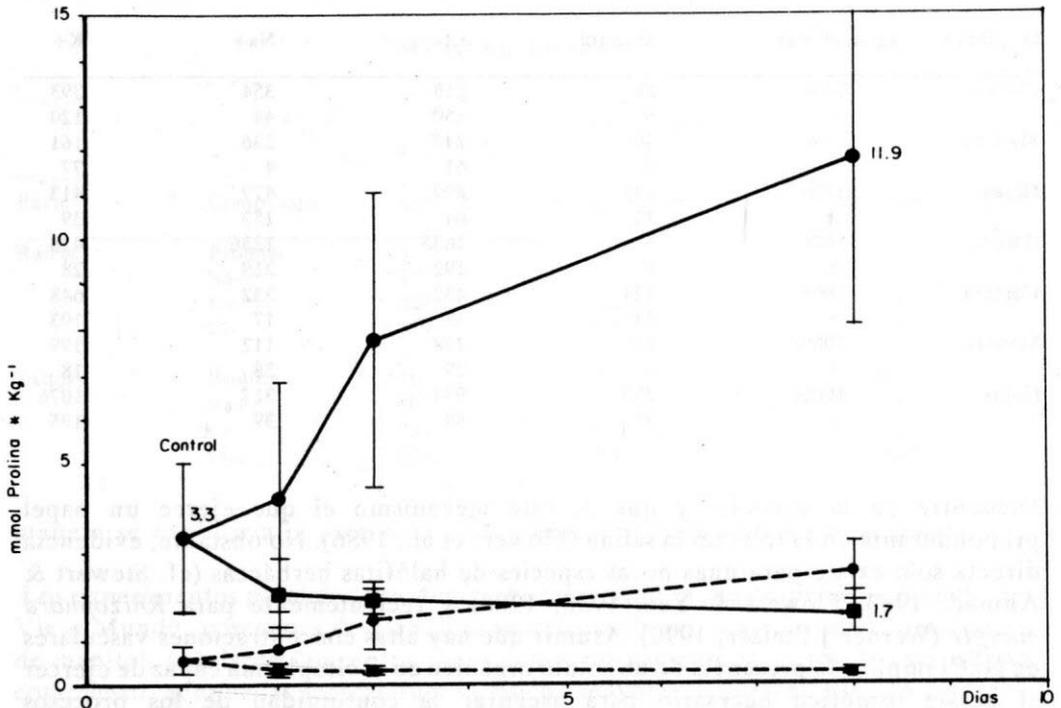


Fig. 3.

### DISCUSION

Hasta el momento, los experimentos realizados en invernadero, con mangles, se habfan propuesto objetivos distintos a la función de los compuestos orgánicos de valor osmótico (Downton, 1982; Schnetter, 1986; Ball, 1988b). Al contrario, determinaciones de metabolitos en estas plantas se reducían a observaciones en material colectado en el medio natural (Popp, 1984a, 1984b; Popp et al., 1985). Si bien las concentraciones iónicas halladas en las especies aquí estudiadas, son considerablemente más reducidas que las encontradas en la naturaleza (cf. Biebl & Kinzel, 1965; Popp, 1984a; Popp et al., 1984), las de los solutos de bajo peso molecular no se diferencian ostensiblemente.

A propósito de los compuestos orgánicos de bajo peso molecular, se acepta actualmente que la mayor parte del NaCl celular detectado en halófitas, se

Tabla 3. Concentraciones iónicas y de Manitol de diferentes partes de plantas de *Aegiceras corniculatum*. Las plantas crecieron por tres años en concentraciones de 10% y 100% de agua marina. Las plantas completas fueron cosechadas y divididas en corteza, madera, hojas y raíces. Los datos son promedio (+/- desviación estandar) de tres plantas.

Parte de la planta	Concentración agua de mar	MMol • Kg-1 peso seco			
		Manitol	Cl-	Na+	K+
Corteza	10%	56	618	354	393
	±	6	150	44	120
Madera	10%	40	247	236	161
	±	10	61	4	77
Hojas	10%	145	899	479	413
	±	11	64	153	39
Raíces	10%	6	1635	1236	426
	±	5	192	219	28
Corteza	100%	124	432	332	648
	±	11	15	17	103
Madera	100%	69	208	112	199
	±	6	29	38	18
Hojas	100%	250	994	317	1076
	±	34	89	39	195

encuentre en la vacuola, y que es este mecanismo el que ejerce un papel preponderante en la tolerancia salina (Flowers et al., 1986). No obstante, evidencia directa sólo existe para unas pocas especies de halófitas herbáceas (cf. Stewart & Ahmad, 1983; Flowers & Yeo, 1986, 1988) y recientemente para *Rhizophora mangle* (Werner y Stelzer, 1990). Asumir que hay altas concentraciones vasculares de NaCl implica la presencia de un soluto orgánico en el citoplasma capaz de ejercer el ajuste osmótico necesario para asegurar la continuidad de los procesos metabólicos.

Popp (1984b) y Popp et al. (1984), hallaron cantidades apreciables de solutos orgánicos en 29 de 30 especies australianas de mangles. En *Ceriops tagal* (Richter et al. 1990), *Aegialitis annulata*, *Aegiceras corniculatum* (Popp & Polanía, 1989) y *Laguncularia racemosa* (Polanía, 1990) se demostró un aumento del contenido de soluto orgánico al incrementarse la salinidad externa.

En el tratamiento de choque ("up shock"), al cual fueron sometidas plantas de *Laguncularia racemosa*, el contenido de manitol se incrementó sensiblemente a mayor concentración de sal en el sustrato. Es interesante notar la respuesta de las plantas, las cuales una vez sometidas al tratamiento absorbieron agua en mayor proporción que iones del medio (tablas 1 y 2), confirmando la capacidad de ultrafiltración postulada para los mangles por Scholander et al. (1962). Adicionalmente, estas reacciones afectan también los contenidos del compuesto orgánico de bajo peso molecular, de tal manera que no se hallaron relaciones directas entre los incrementos en contenidos iónicos y del alditol. No obstante, resulta lícita la suposición de que el manitol no juega tan sólo el papel de metabolito citoplasmático, sino también global en *L. racemosa* (cf. Popp 1984b), pues no de otra

Tabla 4. Concentraciones iónicas y de prolina de diferentes partes de *Aegialitis annulata*. Las plantas control crecieron por tres años en agua marina 50%. De las demás, un grupo fue transplantado a agua sin sal ("down-shook") y el otro a agua marina al 150% ("up-shook"). Plantas cosechadas y divididas en hojas, tallos y raíces. Datos promedio de tres plantas.

		MMol • Kg <sup>-1</sup> peso seco		
		-----		
		tras 8 días en:		
		-----		
Parte	Compuesto	Control	agua dulce	agua de mar al 150%
Raíces	Prolina	3	2	12
	Na+	475	428	590
	K+	218	184	248
	Cl-	719	669	1031
Tallos	Prolina	16	10	37
	Na+	905	820	624
	K+	291	361	212
	Cl-	1145	961	1248

manera se explicaría la presencia en tan altas concentraciones en las plantas.

Los experimentos paralelos con *Aegiceras corniculatum*, una especie de mangle del Viejo Mundo, poseedora de glándulas secretoras de sal, y así mismo acumuladora de manitol, señalaron concentraciones comparativamente menores de este último compuesto, aunque las iónicas fueron mucho mayores. Esta acumulación diferencial de iones entre especies secretoras y no secretoras, ya había sido establecida por Scholander et al. (1966) y confirmada posteriormente por numerosos autores (Atkinson et al., 1967; cf. Hutchings & Saenger, 1987). En este estudio, las ramas de las plantas fueron divididas en corteza y madera, siendo el contenido de Na<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup> de la segunda, significativamente menor (alrededor de 50 %) que el de la primera. La alta concentración de sal de la corteza se ha interpretado como contaminación de la superficie por salpicaduras y retranslocación iónica vía floema, en lugar de deposición. No obstante, es claro que las plantas que crecieron en sustratos con mayores concentraciones de sal, acumularon cantidades superiores del alditol. En este caso es probable que el alditol sólo juegue un rol de metabolito a nivel de citoplasma, y sea acumulado a medida que la concentración del sustrato aumenta.

Experimentos previos con plantas sometidas a concentraciones de 10 y 100 % de agua marina mostraron que el número de glándulas no varía considerablemente (Polanía, 1990) de un tratamiento al otro, motivo por el cual las diferencias en secreción pueden ser entendidas como producto de una actividad diferencial de las glándulas (Popp et al., 1990). Al menos es un hecho que las glándulas son un poderoso mecanismo de control de la salinidad interna (Atkinson et al., 1967).

Tabla 5. Concentraciones iónicas y de prolina de diferentes partes de *Aegialitis annulata*. Las plantas control crecieron por tres años en agua marina al 50%. De las demás, un grupo fue transplantado a agua sin sal ("down-shook") y el otro a agua marina al 150% ("up-shook"). Plantas cosechadas y divididas en hojas, tallos y raíces. Datos promedio de tres plantas.

		MMol * M-3 peso seco		
		-----		
		tras 8 días en:		
Parte	Compuesto	Control	agua dulce	agua de mar al 150%
Raíces	Prolina	1	0	3
	Na+	82	85	129
	K+	38	37	54
	Cl-	131	133	225
Tallos	Prolina	5	4	15
	Na+	292	128	261
	K+	96	18	89
	Cl-	366	341	521
Hojas	Prolina	3	4	6
	Na+	317	262	312
	K+	61	50	140
	Cl-	339	282	448

La hipótesis del metabolito global, arriba mencionada, podría ser cierta asimismo para los polioles cíclicos, cuyas altas concentraciones serían difíciles de sostener tan sólo en el citoplasma (Popp, 1984b; Popp et al., 1984). Sin embargo, Sommer et al. (1990), han demostrado recientemente que ni el pinitol, ni el 1D-0-metil-muco-inositol interfieren con la actividad enzimática en concentraciones hasta de 1000 mol.m<sup>-3</sup>. Comparadas las concentraciones de pinitol de *Aegialitis annulata* con las de otras especies, resultan bajas, pero esta especie presenta dos solutos orgánicos más: quiroinositol y prolina, los cuales aparecen en todas las partes de la planta. Al parecer es el aminoácido prolina, la sustancia que ejerce el control osmótico cuando las plantas resultan sometidas a bajos potenciales hídricos, tal como sucede en otras halófitas herbáceas (Stewart & Lee, 1974). Mientras que este soluto seguramente queda reducido al citoplasma (Popp & Polanía, 1989), los polioles pueden ser acumulados a nivel citoplasmático. Es posible, por tanto, que el efecto combinado de la actividad de las glándulas secretoras foliares y del aminoácido, más los polioles pinitol y quebrachitol, sean los responsables del equilibrio osmótico en *A. annulata*.

## CONCLUSIONES

Tal como en halófitas herbáceas, los metabolitos aquí estudiados se encuentran en concentraciones notables en todos los órganos de las plantas. Los resultados aquí presentados sugieren que el manitol funciona como metabolito global en *L.*

*racemosa* y posiblemente también en *A. corniculatum*. En *A. annulata* el equilibrio osmótico parece apoyarse en la prolina, si bien no se descarta un efecto sinérgico de los alditoles presentes. En las especies dotadas de glándulas secretoras, estas juegan un papel preponderante en el control de los contenidos internos de sal.

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue desarrollado en el marco de los estudios doctorales del autor, realizados gracias a una beca "Diálogo Norte-Sur" del Ministerio Federal de Asuntos Exteriores de Austria.

## BIBLIOGRAFIA

- ATKINSON, M.R., G.P. FINDLAY, A.B. HOPE, M.G. PITMAN, H.D.W. SADDLER & K.R. WEST. 1967. Salt regulation in the mangroves *Rhizophora mucronata* Lam. and *Aegialitis annulata* R.B.R. Aust. J. Biol. Sci., 20: 589-599.
- BALL, M.C. 1988a. Ecophysiology of Mangroves. Trees, 2: 129-142. Ball, M.C. 1988b. Salinity Tolerance in the Mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water Use in Relation to Growth, Carbon Partitioning, and Salt Balance. Aust. J. Plant Physiol., 15: 447-464.
- BIEBL, R. & H. Kinzel. 1965. Blattbau und Salzhaushalt von *Laguncularia racemosa* (L.), GAERTN.f. und anderer Mangrovenbaume auf Puerto Rico. Oesterr.Bot.Zeitschrift, 12: 56-93.
- CHAPMAN, V.J. 1984. Botanical surveys in mangrove communities. p. 54-80. In: S.C. Snedaker & J.G. Snedaker (Eds.). The mangrove ecosystem: research methods. Unesco, U.K. 251 p.
- CLOUGH, B.F. 1984. Mangroves. p. 253-268. In: C.Y. Peason (Ed.). Control of Crop Productivity. Academic Press, Canberra
- CLOUGH, B.F., T.J. ADERSON & I.R. COWAN. 1982. Physiological processes in Mangroves. P. 192-210. In: B.F. Clough (Ed.). Mangrove ecosystems in Australia. Australian Inst. of. Marine Science. 302 p.
- CONNOR, D.I. 1969. Growth of the grey mangrove (*Avicennia marina*) in nutrient culture. Biotropica, 1(2): 36-40.
- CURRAN, M. 1985. Gas movements in the roots of *Avicennia marina* (FORSK.). Vierch. Aust. J. Plant Physiol., 12: 97-108.
- DOWNTON, W.J.S. 1982. Growth and osmotic relations of the mangrove *Avicennia marina*, as influenced by salinity. Aust. J. Plant Physiol., 9: 519-528.
- FIELD, C.D. 1984. Movements of ions and water into the xylem sap of tropical mangroves. p. 49-52. In: H.J. Teas (Ed.). Physiology and management of mangroves. Tasks for vegetation science, Vol. 9. Dr W.Junk, The Hague.
- FLOWERS, T.J. & A.R. YEO. 1986. Ion relations of Plants under drought and salinity. Aust. J. Plant Physiol., 13: 75-91.
- FLOWERS, T.J. & A.R. YEO. 1988. Ion relations of salt tolerance. p. 392-416. In: D.A. Baker & J.L. Hall (Eds.). Solute transport in plant cells and tissues. Logman Scientific & Technical, N.Y. 592 p.
- FLOWERS, T.J., M.A. HAJIBAGHERI & N.J.W. CLIPSON. 1986. Halophytes. The Quarterly Review of Biology, 61(3): 313-337.
- HUTCHINGS, P. & P. SAENGER. 1987. Ecology of mangroves. University of Queensland Press. 388 p.
- LARCHER, W. 1984. Oekologie der Pflanzen auf physiologischer Grundlage. Ulmer Verlag, Stuttgart. 403 p.

- POLANIA, J. 1990. Anatomische und physiologische Anpassungen von Mangrovenpflanzen. Tesis doctoral, U. de Viena.
- POPP, M. 1984a. Chemical composition of Australian Mangroves. I. Inorganic Ions and Organic Acids. *Z.Pflanzenphys.*, 113: 395-409.
- POPP, M. 1984b. Chemical composition of Australian Mangroves. II. Low Molecular Weight carbohydrates. *Z.Pflanzenphys.*, 113: 411-421.
- POPP, M. & J. POLANIA. 1989. Compatible solutes in different organs of mangrove trees. *Ann.Sci.For.*, 46: 857-859.
- POPP, M., F. LARHER & P. WEIGEL. 1984. Chemical composition of Australian Mangroves. III. Free Amino Acids, total Methylated Compounds and total Nitrogen. *Z.Pflanzenphys.*, 114: 15-25.
- POPP, M., F. LARHER & P. WEIGER. 1985. Osmotic Adaptations in Australian Mangroves. *Vegetatio*, 61: 247-253.
- POPP, M., J. POLANIA & M. WEIPER. 1990. Physiological adaptations to different salinity levels in mangrove. Paper presented in the Int. Conference on High Salinity-Tolerant Plants in arid Regions. United Arab Emirates University, Al Ain, U.A.F., Dec. 8-15.
- PRAHL, H.V., J.R. CANTERA & R. CONTRERAS. 1990. Manglares y hombres del Pacífico colombiano. Fondo FEN, Bogotá. 193 p.
- RAINS, D.W. & E. EPSTEIN. 1967. Preferential Absorption of Potassium by Leaf Tissue of the Mangrove *Avicennia marina*: An Aspect of Halophytic Competence in Coping With Salt. *Aust.J.Bio.Sci.*, 20: 847-857.
- RICHTER, A., B. THONKE & M. POPP. 1990. 1D-Methyl-Muco-Inositol in *Viscum album* and Members of the Rhizophoraceae. *Phytochemistry*, 29(6): 1785-1786.
- SAENGER, P. 1982. Morphological, anatomical and reproductive adaptations of Australian mangroves. p. 153-191. In: B.F. Clough (Ed.). *Mangrove ecosystems in Australia*. Australian Inst. of Marine Science. 302 p.
- SCHNETTER, M.L. 1986. La influencia del pH y de la salinidad en el crecimiento de *Avicennia germinans* (L.)L. en cultivo hidropónico. *Caldasia*, 15(71-75): 381-391.
- SCHOLANDER, P.F. 1968. How mangroves desalinate water. *Phys. Plant.*, 21: 251-261.
- SCHOLANDER, P.F., E.D. BRADSTREET, H.T. HAMMEL & E.A. HEMMINGSEN. 1966. Sapconcentration in halophytes and some other plants. *Plant Physiol.*, 41: 529- 532.
- SCHOLANDER, P.F., H.T. Hammel, E. Hemmingsen & W. Garey. 1962. Salt balance in mangroves. *Plant Physiol.*, 37: 722-729.
- SOMMER, C., B. THONKT & M. POPP. 1990. The compatibility of D-pinitol and dehydrogenase activity. *Bot.Acta*, 103: 270-273.
- SPAIN, A.V. & J.A. HOLT. 1980. The elemental status of the foliage and branchwood of seven mangrove species from Northern Queensland. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Australian Division of Soils, Divisional Report No. 49.
- STEWART R.G. & I. AHMAD. 1983. Adaptations to salinity in angiosperm halophytes. p. 33-50. In: D.A. Robbs & P.S. Pierpoint (Eds.). *PSE Symposium Series 21, Metals and Micronutrients*. Academic Press.

- STEWART, R.G. & J.A. LEE. 1974. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta*, 120: 279-289.
- THONKER, B. 1990. Zur Rolle der Cyclite D-Pinit and 1D-1-0-Methyl-muco-Inosit in hoeheren Pflanzen. Tesis doctoral, U. de Viena.
- WATLER, H. & M. STEINER. 1936. Die Oekologie der ostafrikanischen Mangroven. *Zeitschrift fuer Botanik*, 30: 65-193.
- WERNER, A. & R. STELZER. 1990. Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. *Plant, Cell and Environment*, 13: 243-255.