カユプテの湛水耐性

山ノ下 卓*

東京大学アジア生物資源環境研究センター

益 守 眞 成

東京大学大学院農学生命科学研究科

要 旨 : 土壌が湛水すると、土壌中の酸素は微生物などによって速やかに消費され、酸素欠乏の状態になる。酸素欠乏によって根の酸素呼吸が制限され、エネルギー状態が悪化するために、ほとんどの植物は土壌の湛水によって傷害を受ける。熱帯アジアの湿地に分布する樹木であるカユプテ (*Melaleuca cajuputi* Powell) などのごく一部の植物は、湛水によって成長が抑制されず、高い湛水耐性を持っている。湛水環境に対して耐湛水性植物は、アルコール発酵などの酸素を必要としない代謝によるエネルギー獲得や、通気組織の形成による根の酸素獲得、不定根による地中根の機能の補足などの適応をして根のエネルギー状態の悪化を防ぎ、養水分の吸収機能を保っている。カユプテも湛水環境下で、アルコール発酵系を触媒するアルコール脱水素酵素やピルビン酸脱炭酸酵素の活性の増大が根でみられ、エネルギー状態は高く維持されている。また、湛水環境下で生育したカユプテには発達した通気組織があり、地上部から地下部への酸素の供給がみられる。カユプテは湛水環境下で不定根を形成するが、不定根の水分吸収への依存度は低いと考えられる。カユプテなどの耐湛水性植物は湛水環境下でも代謝変化や通気組織の形成などによって地中根を維持し、発達させることができると考えられる。

キーワード : 湛水耐性, *Melaleuca cajuputi*, 発酵, 通気組織, 不定根.

カユプテ (*Melaleuca cajuputi* Powell) は東南アジアに広く分布しているフトモモ科の有用樹種である。樹高は 25m に達する高木で、幹は薪炭材や杭として現地で利用され、葉からは精油が薬用として抽出される。

タイ南部の海岸線と平行に分布する湿地では、同じフトモモ科の *Syzygium oblatum* Roxb. やマングローブ樹種のハマザクロ (*Sonneratia alba* Sm.) などと混交して生育しており、さらに内陸の人為的な攪乱が入った泥炭湿地では純林を形成している。湿地の地表面が冠水する期間は場所によって様々であるが、常時湛水状態にあると思われる場所にもカユプテは生育している。

本稿では、耐湛水性植物の根に関する論文をレビューしつつ、我々がカユプテを材料におこなっている実験研究を紹介したい。

湛水環境下でのカユプテの成長

土壌が湛水すると、土壌中の微生物や植物の根によって酸素が消費されるため、土壌中は酸素欠乏の状態になる。酸素欠乏下の植物の細胞内では、呼吸鎖の電子受容物質である酸素が減るので、還元型ニコチンアミドアデニンジヌクレオチド (NADH) が消費されずに増え、呼吸鎖からのアデノシン三リン酸 (ATP) 生産が減少する。様々な代謝反応のエネルギー源として ATP は絶えず細胞内で消費されているため、生産が減ると ATP 含量は減り、アデノシン二リン酸 (ADP) やアデノシン一リン酸 (AMP) が増え、様々な代謝活動が正常に行われなくなる。

酸素欠乏による傷害は様々な樹木で見られ、湿地や川岸のような湛水する場所に生育する樹種でも湛水によって光合成の低下がみられたり (Pezeshki, 1990, 1994; Angelov et al., 1996;

* 連絡先 〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1
Fax: 03-5841-5433 E-mail: yamaji@fr.a.u-tokyo.ac.jp

Ewing, 1996; McLeod et al., 1996; Pezeshki et al., 1996; Gravatt and Kirby, 1998), 成長抑制を受ける種が多い (Sena Gomes and Kozlowski, 1980b; Newsome et al., 1982; Tsukahara and Kozlowski, 1985; Harrington, 1987; Iremonger and Kelly, 1988; Nash and Graves, 1993; Angelov et al., 1996; Gardiner and Hodges, 1996; McLeod et al., 1996; Pezeshki et al., 1996; Gravatt and Kirby, 1998). カユプテを水分条件の異なる培土で生育させたところ, 湛水条件と過湿条件下で樹高成長が最も大きいことがわかった. また, 実際の熱帯泥炭湿地においても, 湛水期に樹高成長が大きくなるので (Yamanoshita et al., 2001), カユプテは北米の *Nyssa aquatica* (McKevlin et al., 1995) やアイルランドのハイイロヤナギ (*Salix cinerea* spp. *oleifolia*) (Iremonger and Kelly, 1988) と同じように, 湛水によって成長が抑制されない, 湛水耐性の高い樹種であるといえる.

植物の湛水耐性と根における発酵との関連

根が酸素不足の環境下に置かれると, 様々な植物で根の発酵代謝, 特に乳酸発酵とアルコール発酵が高まることが知られており, 湛水耐性との関連が議論されてきた. アルコール発酵や乳酸発酵は低酸素濃度下での ATP 不足を補うことと, 解糖系で糖からピルビン酸が生産されるときにできる NADH を消費するという適応的な意義がある. 発酵系は, 呼吸鎖での ATP 生産が減少する低酸素濃度条件下での生物の生存に重要なエネルギー獲得系であり, 様々な植物でその重要性が指摘されている.

乳酸発酵やアルコール発酵は, どちらの発酵系の最終産物も植物に有害となりうる. しかし, 耐湛水性植物の *Senecio aquaticus*, *Glyceria maxima*, イネ (*Oryza sativa*) やタイヌビエ (*Echinochloa crus-galli* var. *oryzicola*) は, アルコール発酵系を触媒するアルコール脱水素酵素 (ADH) 活性の上昇や最終産物のエタノールの蓄積がみられ (Smith and ap Rees, 1979; Bertani et al., 1980; Rumpho and Kennedy, 1981), また, Jackson et al. (1982) は湛水条件下にある植物は自ら作り出すエタノールで成長が落ちる可能性もあるがその度合いは少なく, 致命的なものではないと結論づけている. 乳酸発酵系についても, 湛水耐性種である水生植物 *Limonium perezii* と *L. sinuatum* は無酸素環境下でアルコール発酵と同じ程度に賦活化し, 乳酸を細胞外に排出していることが報告されている (Rivoal and Hanson, 1993). 細胞外への排出機

構を植物は持っているので, 発酵によってエネルギー状態の大きな低下を防げれば, 最終産物の毒性は問題にならないと考えられる.

湛水や無酸素条件, 低酸化還元電位条件下などで *Nyssa sylvatica* (Hook et al., 1971; Keeley, 1979) や *Nyssa sylvatica* var. *biflora* (Keeley, 1979; Angelov et al., 1996), ヌマスギ (*Taxodium disticum*) (Pezeshki et al., 1996), *Alnus rubra* (Batzli and Dawson, 1997), *Betula nigra* (Tripepi and Mitchell, 1984a) などの耐湛水性植物の根でも ADH 活性が増大することが報告されており, 樹木の耐湛水性植物のほとんどが湛水環境下でアルコール発酵を増大させてエネルギーを補っていると考えられている

第1図 湛水条件下におけるカユプテの根のアルコール発酵系に関与する酵素の活性

珪砂で砂耕栽培した5ヶ月生苗を, 毎日培養液を灌水する処理区 (対照区) と地際から 2cm 上まで湛水させる処理区 (湛水区) に分け, 2日毎に根の酵素活性を測定した. ADH 活性の測定は Lin and Lin (1992) の方法を改変し, PDC 活性は Gibbs et al. (2000) の方法を改変して用いた. 図中の記号はそれぞれ 4 個体の平均値を, 誤差棒は標準偏差を示す. (山ノ下ら, 未発表)

(Pezeshki et al., 1996).

カユプテの根でも湛水初期に ADH とピルビン酸脱炭酸酵素 (PDC) 活性の増大がみられる (第 1 図). また, 湛水させたカユプテの根に含まれる ATP, ADP, AMP を定量しエネルギー充足率を算出したところ, 湛水初期にわずかに減少するが, すぐに回復したので (第 2 図), カユプテはアルコール発酵によって湛水初期のエネルギー状態の悪化が防がれていると考えられる.

湛水させたカユプテの根の PDC 活性と ADH 活性は湛水 14 日目には対照区と同程度の値になっていた (第 1 図). *Nyssa sylvatica* var. *biflora* (Angelov et al., 1996) やヌマスギ (Pezeshki et al., 1996), *Alnus rubra* (Batzli and Dawson, 1997) は湛水や窒素通気によって根圏の酸素濃度を下げてから 2 週間以上経っても ADH 活性が高い値を示す. 後述する通気組織の発達に伴い ADH 活性は減少すると考えられているので (Pezeshki et al., 1996), 湛水 2 週間後には ADH 活性が対照と同程度になったカユプテは湛水環境下で他の湛水耐性種より早く, そしてより効果的な通気組織を発達させている可能性がある.

第 2 図 湛水条件下におけるカユプテの根のエネルギー充足率

材料及び処理区は第 1 図参照. 処理後 2 日毎に根を収穫し, 液体窒素中で凍結させ, 凍結乾燥した. 乾燥試料の ATP と ADP, AMP 含量の測定は, Mueller et al. (1994) の方法を改変して用いて, 高速液体クロマトグラフィーにより定量した. エネルギー充足率を, $\text{エネルギー充足率} = (2[\text{ATP}] + [\text{ADP}]) / ([\text{ATP}] + [\text{ADP}] + [\text{AMP}])$ として算出した. 図中の記号はそれぞれ 4 個体の平均値を, 誤差棒は標準偏差を示す. (山ノ下ら, 未発表)

通気組織による根への酸素供給

無酸素条件下で, 湛水耐性種であるイネの根は非耐性種であるカボチャ (*Curcubita pepo*) の根よりも速く傷害を受ける (Webb and Armstrong, 1983). 湿地に生育する他の植物でも, 短時間の無酸素条件で傷害が見られるので (ap Rees and Wilson, 1984; Vartapetian and Andreeva, 1986), 湛水する場所で生育する能力は根の細胞の無酸素に対する抵抗性とは関係がないと考えられる (Vartapetian and Jackson, 1997). これらのことから, 湛水耐性種でも, 長期間の湛水環境下で生育するには根に酸素が必要であると考えられる (Armstrong et al., 1994; Vartapetian and Jackson, 1997).

通気組織は地上部から地下部への酸素の通路であり, 湛水環境下の根に酸素を供給するため, 湛水耐性と深い関連があると言われている.

第 3 図 湛水環境下で生育したカユプテの根や茎に見られる空隙

A は約 4 ヶ月生の木化していない苗を 2 週間湛水させ, 茎の断面を撮影した写真.

B は湛水した熱帯泥炭湿地に生育していた木化した個体の主根の樹皮部分に紫外線を当てて撮影した写真. (山ノ下ら, 未発表)

第4図 湛水条件下で生育したカユプテの根からの酸素の漏出

2年生の苗を3週間無通気の水耕状態で水耕栽培した個体の根を、寒天でセミゲル状にしたロイコメチレンブルー溶液に浸すと、時間の経過と共に根の周りが青く呈色した (A: 1時間後, B: 3時間後)。同様に3週間通気して水耕栽培した個体の根では4時間経っても根端付近に呈色がほとんど見られなかったが (C)、湛水状態で栽培した個体では根端付近が濃く呈色した (D)。(山ノ下ら, 未発表)

実際に通気組織のできたトウモロコシの根は無酸素下でもエネルギー状態が良く、呼吸速度も比較的高いことが報告されている (Saglio et al., 1983; Drew et al., 1985)。また、運ばれた酸素が根で根圏に漏れるので、有害な還元性物質を酸化するという意義もある。

通気組織は離生と破生の2種類がある。離生通気組織は細胞分裂による細胞の並び方でできる空隙で、*Salix viminalis* (Jackson et al., 1994) などで見られる。破生通気組織はエチレンによる細胞死と誘導されたセルラーゼによる細胞壁の溶解によってできると言われており (Baluska et al., 1993; Webb and Jackson, 1986; He et al., 1994, 1996)、湿地性植物以外でも湛水環境下におくと見られる (Justin and Armstrong, 1987; Allen, 1997)。

植物の根では、通気組織は皮層に形成される場合が多い。イネの種子根では、皮層組織を構成する細胞の内、内側から4番目、5番目もしくは6番目の細胞から崩壊が始まることがわかっている (Kawai et al., 1998)。また、エンドウ (*Pisum sativum*) (Gladish and Niki, 2000) や *Pinus contorta* (Coutts and Philipson, 1978)、*P. taeda* (McKevlin et al., 1987) などは根の中心柱にも通気組織が見られる。樹木の木化した根では、ヤチダモ (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*) の根の樹皮に通気組織が見られる (Yamamoto et al., 1995)。湛水環境下で生育したカユプテでも木化した個体では樹皮に、芽生えでは皮層に破生通気組織と思われる空隙が見られる (第3図)。湛水条件下で生育した個体の不定根と地中根の間の幹の樹皮を剥いだ後、

酸化還元指示薬であるロイコメチレンブルー溶液に根系を浸して観察したところ、剥皮部位の上から伸びている不定根は青く呈色し、下から伸びている地中根は呈色しなかった。カユプテは樹皮に見られる空隙が通気組織となっていると考えられる。

カユプテの通気して水耕栽培した個体と通気せずに湛水条件下で生育した個体の根をロイコメチレンブルーに浸して観察したところ、湛水処理した根の周辺はロイコメチレンブルーが呈色したが、通気処理した個体の根の周辺はほとんど呈色しなかった (第4図)。ヌマスギ (Kludze et al., 1994) やマングローブ樹種のメヒルギ (*Kandelia candel*) (Chiu and Chou, 1993) を湛水環境下で栽培すると根から酸素が漏出することが報告されている。カユプテでも湛水条件によって通気組織の発達が誘導され酸素の通導がよくなったと考えられる。

また、湛水耐性の特に高いイネの品種は湛水環境下で栽培すると酸素漏出する位置が根の先端側にずれるが、比較的湛水耐性の低いイネの品種には変化が見られず (Colmer et al., 1998)、非湛水耐性種の *Brassica napus* は根の上部で酸素が漏れ出すことから (Voesenek et al., 1999)、湛水耐性種は根端付近まで酸素を漏らさずに輸送する機構があると言われている。湛水条件下で生育したカユプテの根をロイコメチレンブルーに浸して観察したところ、根端に近い部分で青色が濃く、根元に近い部分では薄かった (第4図)。このことから、カユプテは根の途中での酸素の漏出が少なく、通気組織を通して地上部から運ばれた酸素が根の先端

近くまで運ばれていることがわかった。カユプテは最も酸素が不足する根端付近でも通気組織の発達によって酸素呼吸が可能になっていると考えられる。

不定根の湛水耐性との関連

不定根は湛水環境下で地中根の腐敗によって生じる水供給不足を補うと言われている(Kozlowski, 1984)。Sena Gomes and Kozlowski (1980a) は *Fraxinus pensylvanica* を用いて、湛水によって、はじめ閉じていた気孔が不定根の形成、発達とともに開くことと、不定根による水吸収は効率がよいことを示した。また、湛水条件下においた他の数樹種でも不定根の形成、発達とともに気孔コンダクタンスや蒸散速度が回復する例や(van der Moezel et al., 1989; Topa and Cheeseman, 1992; Batzli and Dawson, 1997; Cao and Conner, 1999)、湛水条件下においたアメリカスズカケノキ(*Platanus occidentalis*)の不定根を切除すると葉の相対成長速度が遅くなるという例が報告されている(Tsukahara and Kozlowski, 1985)。一方で、湛水条件下で不定根の欠如や切除した個体に成長や蒸散速度の低下がみられなかったという報告も何種かの樹木でされている(Gill, 1975; Tripepi and Mitchell, 1984b; Sena Gomes and Kozlowski, 1980a)。

カユプテの場合、実験的に不定根を切除しても水ポテンシャルや成長に影響が見られなかった。湛水環境下でもカユプテの地中の根は地上部への水供給という機能を保っていることができ、不定根は湛水環境下での生存や成長に不可欠なものではないと考えられる。湛水環境下で不定根に依存せずに地中根を伸ばすことが、泥炭湿地のような柔らかい土壌上で樹体を支えるのに必要であり、湛水耐性の高い樹種ほど不定根への水分吸収の依存度が低いと考えられる。

カユプテに関する研究の一部は、文部省科学研究費補助金(創成「東アジアにおける地域の環境に調和した持続的生物生産技術開発のための基盤研究」および、奨励(A)「熱帯樹木の湛水ストレスに対する形態的および生化学的耐性機構の解明」)を受けておこなった。

引用文献

- Allen, L. H. Jr. 1997. Mechanisms and rates of O_2 transfer to and through submerged rhizomes and roots via aerenchyma. Soil Crop Sci. Soc. Florida Proc. 56: 41-54.
- Angelov, M. N., Sung, S.-J. S., Lou Doong, R., Harms, W. R., Kormanik, P. R., Black, C. C., Jr. 1996. Long- and short-term flooding effects on survival and sink-source relationships of swamp-adapted tree species. Tree Physiol. 16: 477-484.
- Ap Rees, T., Wilson, P. 1984. Effect of reduced supply of oxygen on the metabolism of roots of *Glyceria maxima* and *Pisum sativum*. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 114: 493-503.
- Armstrong, W., Brandle, R., Jackson, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. Acta Bot. Neerl. 43: 307-358.
- Baluska, F., Brailsford, R. W., Hauskrecht, M., Jackson, M. B., Barlow, P. W. 1993. Differential morphogenesis in the maize root cortex: involvement of microtubules and phytohormones during post-mitotic cell growth in relation to aerenchyma and other responses to environmental stress. Bot. Acta 106: 394-404.
- Batzli, J. M. C., Dawson, J. O. 1997. Physiological and morphological responses of red alder and sitka alder to flooding. Physiol. Plant. 99: 653-663.
- Bertani, A., Brambilla, I., Menegus, F. 1980. Effect of anaerobiosis on rice seedlings: growth, metabolic rate and fate of fermentation products. J. Exp. Bot. 31: 325-331.
- Cao, F. L., Conner, W. H. 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. For. Ecol. Manag. 117: 211-220.
- Chiu, C. Y., Chou, C. H. 1993. Oxidation in the rhizosphere of mangrove *Kandelia candel* seedlings. Soil Sci. Plant Nutr. 39: 725-731.
- Colmer, T. D., Gibberd, M. R., Wiengweera, A., Tran Kim Tinh 1998. The barrier to radial oxygen loss from roots of rice (*Oryza sativa* L.) is induced by growth in stagnant solution. J. Exp. Bot. 49: 1431-1436.
- Coutts, M. P., Philipson, J. J. 1978. Tolerance of tree roots to waterlogging. II. Adaptation of Sitka spruce and lodgepole pine to waterlogging soil. New Phytol. 80: 71-77.
- Drew, M. C., Saglio, P. H., Pradet, A. 1985. Larger adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of Zea mays in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport. Planta 165: 51-58.
- Ewing, K. 1996. Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. Env. Exp. Bot. 36: 131-146.
- Gardiner, E. S., Hodges, J. D. 1996. Physiological, morphological and growth responses to rhizosphere hy-

- poxia by seedlings of North American bottomland oaks. *Ann. Sci. For.* 53: 303-316.
- Gibbs, J., Morrel, S., Valdez, A., Setter, T. L., Greenway, H. 2000. Regulation of alcoholic fermentation in coleoptiles of two rice cultivars differing in tolerance to anoxia. *J. Exp. Bot.* 51: 785-796.
- Gill, C. J. 1975. The ecological significance of adventitious rooting as a response to flooding in woody species, with special reference to *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Flora* 164: 85-97.
- Gladish, D. K., Niki, T. 2000. Factors inducing cavity formation in the vascular cylinders of pea roots (*Pisum sativum* L., cv. Alaska). *Env. Exp. Bot.* 43: 1-9.
- Gravatt, D. A., Kirby, C. J. 1998. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiol.* 18: 411-417.
- Harrington, C. A. 1987. Responses of red alder and black cottonwood seedlings to flooding. *Physiol. Plant.* 69: 35-48.
- He, C. J., Drew, M. C., Morgan, P. W. 1994. Induction of enzymes associated with lysigenous aerenchyma formation in roots of *Zea mays* during hypoxia or nitrogen starvation. *Plant Physiol.* 105: 861-865.
- He, C. J., Morgan, P. W., Drew, M. C. 1996. Transduction of an ethylene signal is required for programmed cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia. *Plant Physiol.* 112: 463-472.
- Hook, D. D., Brown, C. L., Kormanik, P. P. 1971. Inductive flood-tolerance in swamp tupelo (*Nyssa sylvatica* var. *biflora*). *J. Exp. Bot.* 22: 78-89.
- Iremonger, S. F., Kelly, D. L. 1988. The responses of four Irish wetland tree species to raised soil water levels. *New Phytol.* 109: 491-497.
- Jackson, M. B., Attwood, P. A., Brailsford, R. W., Coupland, D., Else, M. A., English, P. J., Summers, J. E. 1994. Hormones and root-shoot relationships in flooded plants - An analysis of methods and results. *Plant and Soil* 167: 99-107.
- Jackson, M. B., Herman, B., Goodenough, A. 1982. An examination of the importance of ethanol in causing injury to flooded plants. *Plant Cell Env.* 5: 163-172.
- Justin, S. H. F. W., Armstrong, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytol.* 106: 465-495.
- Kawai, M., Samarajeewa, P. K., Barrero, R. A., Nishiguchi, M., Utimiya, H. 1998. Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots. *Planta* 204: 277-287.
- Keeley, J. 1979. Population differentiation along a flood frequency gradient: physiological adaptations to flooding in *Nyssa sylvatica*. *Ecol. Monogr.* 49: 89-108.
- Kludze, H. K., Pezeshki, S. R., DeLaune, R. D. 1994. Evaluation of root oxygenation and growth in baldcypress in response to short-term soil hypoxia. *Can. J. For. Res.* 24: 804-809.
- Kozlowski, T. T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In Kozlowski, T. T. ed., *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, pp129-163.
- Lin, C. H., Lin, C. H. 1992. Physiological adaptation of waxapple to waterlogging. *Plant Cell Env.* 15: 321-328.
- McKevlin, M. R., Hook, D. D., McKee, W. H., Jr. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. *Tree Physiol.* 15: 753-758.
- McKevlin, M. R., Hook, D. D., McKee, W. H., Jr., Wallace, S. U., Woodruff, J. R. 1987. Loblolly pine seedling root anatomy and iron accumulation as affected by soil waterlogging. *Can. J. For. Res.* 17: 1257-1264.
- McLeod, K. W., McCarron, J. K., Conner W. H. 1996. Effects of flooding and salinity on photosynthesis and water relations of four Southern Coastal Plain forest species. *Wetl. Ecol. Manag.* 4: 31-42.
- Mueller, E., Alberts, B. P. and Janiesch, P. (1994) Influence of NO_3^- and NH_4^+ nutrition on fermentation, nitrate reductase activity and adenylate energy charge of roots of *Carex pseudocyperus* L. and *Carex sylvatica* Huds. exposed to anaerobic nutrient solutions. *Plant and Soil* 166: 221-230.
- Nash, L. J., Graves, W. R. 1993. Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa of trees native to bottomland habitats. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 118: 845-859.
- Newsome, R. D., Kozlowski, T. T., Tang, Z. C. 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Can. J. Bot.* 60: 1688-1695.
- Pezeshki, S. R. 1990. A comparative study of the response of *Taxodium distichum* and *Nyssa aquatica* seedlings to soil anaerobiosis and salinity. *For. Ecol. Manag.* 33/34: 531-541.
- Pezeshki, S. R. 1994. Response of baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia: leaf protein content, ribulose-1,5-bisphosphate carboxy-

- lase/oxygenase activity and photosynthesis. *Photosynthetica* 30: 59-68.
- Pezeshki, S. R., Pardue, J. H., DeLaune, R. D. 1996. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low redox conditions. *Tree Physiol.* 16: 453-458.
- Rivoal, J., Hanson, A. D. 1993. Evidence for a large and sustained glycolytic flux to lactate in anoxic roots of some members of the halophytic genus *Limonium*. *Plant Physiol.* 101: 553-560.
- Rumpho, M. E., Kennedy, R. A. 1981. Anaerobic metabolism in germinating seeds of *Echinochloa crus-galli* (barnyard grass) - metabolite and enzyme studies. *Plant Physiol.* 68: 165-168.
- Saglio, P. H., Raymond, P., Pradet, A. 1983. Oxygen transport and root respiration of maize root seedlings. - A quantitative approach using the correlation between ATP/ADP and the respiration rate controlled by oxygen tension. *Plant Physiol.* 72: 1035-1039.
- Sena Gomes, A. R., Kozlowski, T. T. 1980a. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol.* 66: 267-271.
- Sena Gomes, A. R., Kozlowski, T. T. 1980b. Responses of *Melaleuca quinquenervia* seedlings to flooding. *Physiol. Plant.* 49: 373-377.
- Smith, A. M., ap Rees, T. 1979. Pathways of carbohydrate fermentation in the roots of marsh plants. *Planta* 146: 327-334.
- Topa, M. A., Cheeseman, J. M. 1992. Effects of root hypoxia and a low P supply on relative growth, carbon dioxide exchange rates and carbon partitioning in *Pinus serotina* seedlings. *Physiol. Plant.* 86:136-144.
- Tripepi, R. R., Mitchell, C. A. 1984a. Metabolic response of river birch and European birch to hypoxia. *Plant Physiol.* 76: 31-35.
- Tripepi, R. R., Mitchell, C. A. 1984b. Stem hypoxia and root respiration of flooded maple and birch seedlings. *Physiol. Plant.* 60: 567-571.
- Tsukahara, H., Kozlowski, T. T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant and Soil* 88: 123-132.
- Van der Moezel, P. G., Watson, L. E., Bell, D. T. 1989. Gas exchange responses of two *Eucalyptus* species to salinity and waterlogging. *Tree Physiol.* 5: 251-257.
- Vartapetian, B. B., Andreeva, I. N. 1986. Mitochondrial ultrastructure of three hygrophyte species at anoxia and in anoxic glucose supplement. *J. Exp. Bot.* 37: 685-692.
- Vartapetian, B. B., Jackson, M. B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.* 79A: 3-20.
- Voesenek, L. A. C. J., Armstrong, W., Bogemann, G. M., McDonald, M. P., Colmer, T. D. 1999. A lack of aerenchyma and high rates of radial oxygen loss from the root base contribute to the waterlogging intolerance of *Brassica napus*. *Aust. J. Plant Physiol.* 26: 87-93.
- Webb, J., Jackson, M. B. 1986. Transmission and cryo-scanning electron microscopy study of the formation of aerenchyma (cortical gas-filled space) in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.). *J. Exp. Bot.* 37: 832-841.
- Webb, T., Armstrong, W. 1983. The effects of anoxia and carbohydrates on the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots. *J. Exp. Bot.* 34: 579-603.
- Yamamoto, F., Sakata, T., Terazawa, K. 1995. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. *Tree Physiol.* 15: 713-719.
- Yamanoshita, T., Nuyim, T., Masumori, M., Tange, T., Kojima, K., Yagi, H., Sasaki, S. 2001. Growth response of *Melaleuca cajuputi* to flooding in a tropical peat swamp. *J. For. Res.* In print.

Title: Tolerance of *Melaleuca cajuputi* to flooding

Authors: Takashi YAMANOSHITA and Masaya MASUMORI