

# 「木材組織材質学の限りない魅力」

-Wood anatomy による木材の構造・機能と形成機構に関する研究-

船田 良

東京農工大学農学部 教授・農学部長

化石資源の大量消費や熱帯林の減少などにより温室効果ガスである大気中の CO<sub>2</sub> 濃度が上昇しており、地球温暖化の急激な進行に伴い、高温・豪雨・干魃・大型台風など異常気象が起こっている。超多年生で巨大な樹木が生産する木材は、光合成により葉から吸収した CO<sub>2</sub> を細胞壁成分として長期間固定する機能を有し、カーボンニュートラルの達成に重要な生物材料である。循環型社会を構築しバイオエコノミーの発展を達成するには、再生可能な資源である木材の高度利用推進と CO<sub>2</sub> 固定能力や環境適応性の高い樹木の創出が不可欠である。さらに、木材の高度利用は持続的な「木の文化」の発展にも重要である。木材は、生物体である樹木の形成層の分裂と形成層由来の細胞の分化により生産されるため、木材の量や質は環境的要因や遺伝的要因により変動する。そこで演者は、木材解剖学や樹木生理学などを背景に木材の形成機構や機能に関して以下の研究を行ってきた。本講演では、「木材組織材質学」の魅力を伝えたいと思う。

## 1. 樹木の形成層活動の季節的変化

樹木の樹幹には、横方向に分裂する形成層 (cambium) が存在し、形成層細胞分裂が長期間持続することにより、肥大成長が起こる (図 A と B)。温帯に生育する樹木の形成層活動は、細胞分裂期と停止期を繰り返す周期性と年変動を示し、周期性と気温との間には密接な関連性がある。形成層活動が停止 (休眠) 中である冬期の樹幹を局部的に加温処理すると、形成層細胞が分裂を開始した。樹幹温度の上昇が、形成層活動再開の直接的な引き金であることを実験的に証明したといえる。また、晩冬から初春の気温が高いと、形成層細胞の分裂再開が早く起こった。晩冬から初春の気温の変化と形成層活動再開時期との関連性を解析した結果、分裂開始にはある閾値以上の最高気温が一定期間以上累積することが必要であった。閾値の樹種特性が、同一環境下での形成層活動の再開時期の違いを生じさせている。さらに、最高気温と閾値との差を加算した値を基に形成層再活動時期を決定する指標 (Cambial Reactivation Index) を新たに提案し、形成層活動の変動パ

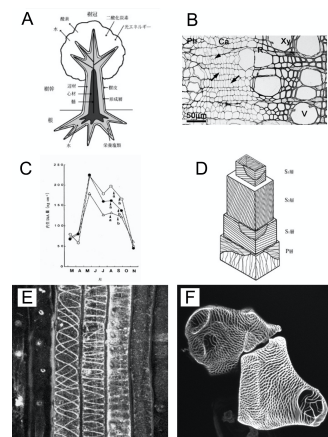


図 木材の形成と機能  
A: 樹木の外観。B: 形成層細胞と木部細胞。  
C: 樹幹温度の季節的変化。D: 細胞壁層層構造モデル。E: 表層微小管の配向。F: カルスから直接誘導された木部様細胞

ターンを予測した。一方、気温や日長時間が変動しないインドネシアなど熱帯に生育する樹木においては、雨季では形成層細胞の分裂が活発に行われ乾季では停止した。したがって、熱帯では降水量が形成層細胞分裂の変動にとり重要であり、生育環境の違いにより形成層活動を制御する外的要因が異なるといえる。

樹木の肥大成長量や年輪構造には、大気汚染や気象要因が強く影響を及ぼすことを、年輪年代学的解析により明確にした。また、FACEや環境制御室を用いて高CO<sub>2</sub>環境制御下での樹木の肥大成長量や光合成特性を解析し、環境変動に対する適応性の樹種特性を明らかにした。特に、樹木を高CO<sub>2</sub>環境制御下で長期間生育させると、樹木の成長や光合成能力は負の制御（down regulation）を示した。以上の成果により、気温、降水量、大気中CO<sub>2</sub>濃度など地球環境の変動に伴う木材の量や質的変動特性を予測することが可能になった。

## 2. 樹木形成層活動の植物ホルモンによる制御機構

樹木の形成層活動の内的制御機構を明らかにするために、重水素標識した内部標準物質とGC-MS-SIM（選択イオンモニタリング法）を用いた植物ホルモンの極微量分析法を確立し、オーキシシン（IAA）、アブシシン酸（ABA）、サイトカイニン（CK）類を同定・定量した。

アカマツ樹幹の形成層に含まれる内生IAAレベルは明らかな季節的变化を示し、春から初夏にかけて増加してピークを迎え、夏から秋にかけて急激に減少した（図C）。IAAレベルが急激に増加する時期と形成層細胞分裂が活発になる時期が一致することから、IAAが樹幹の形成層細胞の分裂速度を促進する主要因である。一方、内生IAA、ABA、CKレベルの変化と形成層細胞の分裂停止時期や分裂開始時期には関連性が認められなかった。形成層細胞の分裂能力の維持にはIAAは重要であるが、樹木の形成層活動の休眠誘導や打破はIAAなどの植物ホルモンの内生レベル以外の要因が制御しているといえる。

## 3. 樹木の木部細胞の分化と細胞壁形成機構

樹木の形成層細胞は、分裂能力を失うと二次木部または二次師部細胞に分化する。二次木部細胞は、100mに及ぶ水分通道、重い樹幹支持、長期間の養分貯蔵や心材成分の生合成などの機能を発揮するために形態を特殊化する。また、厚い二次壁の構造は木材の強度特性やCO<sub>2</sub>固定量を決定する。そこで、高分解能走査電子顕微鏡法やブロードイオンビーム（BIB）切削加工法など、二次壁の主要成分であるセルロースマイクロフィブリル（CMF）をナノレベルで可視化する技術を開発した。二次壁に堆積中のCMFの配向は回転するように連続的に変化し、可視化された成果を基に細胞壁多層構造（helical構造）の新規モデル図を提唱した（図D）。さらに、微小管やアクチン繊維など細胞

骨格を、共焦点レーザ走査顕微鏡法や凍結切断レプリカ法などイメージング技術を駆使して三次元的に解析した。表層微小管は連続的に配向や局在を変化し、セルロース合成酵素の動く方向を制御して細胞壁多層（階層）構造を精密に構築するといえる（図 E）。

樹木の二次木部細胞の細胞壁構造とセルロースやリグニンなどの細胞壁成分量は、生育環境の違いに適応し変化した。樹木は重力方向の変化を感知し、沈降性アミロプラストを移動させて重力刺激を伝達し、樹幹にあて材（reaction wood）を形成して応力を発生させることにより姿勢制御を行う。広葉樹が形成する引張あて材（tension wood）においてはジベレリンが重力刺激の伝達に重要であり、針葉樹が形成する圧縮あて材（compression wood）にはオーキシンが重要であることを明確にした。また、重力方向の変化に対して表層微小管が応答して配向が変化し、CMFの配向を変化させることも明らかにした。

#### 4. 分化全能性を用いた樹木の培養細胞からの優良樹木の再生と木部細胞様管状要素の誘導

樹木の葉や種子からカルスを誘導し、培地条件を網羅的に検討したところ、カルスから不定胚様細胞が形成された。さらに培養を続けると発芽・発根し、ホオノキやウルシなど有用樹木、ポプラなど高成長樹木、オオヤマレンゲなど絶滅危惧樹木の苗木生産に成功した。

一方、スギ、トドマツ、アカマツ、カヤ、ポプラ、ドロノキ、トチノキなどのカルスの培地条件を検討することで、細胞全体に厚い二次壁と有縁壁孔、らせん肥厚、せん孔など修飾構造を形成し、道管要素や仮道管（管状要素）に類似した複雑な構造を有する二次木部様細胞の直接誘導に初めて成功した（図 F）。特に、培地に含まれるオーキシン（極性移動をする NAA や極性移動をしない 2,4-D）、サイトカイニン、ブラシノステロイドなど植物ホルモンの種類や量比の調整と乾燥処理により管状要素の誘導率や構造が変化した。*in vitro* 木部誘導系の確立は、細胞分化過程のリアルタイム解析や人工培養木材の生産にとり重要な成果である。

**謝辞** 本研究で得られた主な成果は、多くの学生や教員・研究員との研究や他機関との共同研究によるものです。感謝申し上げます。また、日本木材学会賞、生態工学会賞、日本農業工学会賞、日本農学賞・読売農学賞などに推薦して戴いた各学会に感謝申し上げます。

#### 5. 主な関連研究業績

Abe, H., Funada, R., Ohtani, J., Fukazawa, K. (1995) Changes in the arrangement of microtubules and microfibrils in differentiating conifer tracheids during the expansion of cells, **Annals of Botany**, 75, 305-310.

Abe, H., Funada, R., Imaizumi, H., Ohtani, J., Fukazawa, K. (1995) Dynamic changes

in the arrangement of cortical microtubules in conifer tracheids during differentiation, **Planta**, 197, 418-421.

Abe, H., Funada, R., Ohtani, J., Fukazawa, K. (1997) Changes in the arrangement of cellulose microfibrils associated with the cessation of cell expansion in tracheids, **Trees**, 11, 328-332.

Abe, H., Funada, R. (2005) The orientation of cellulose microfibrils in the cell walls of tracheids in conifers: a model based on observations by field emission-scanning electron microscopy, **IAWA Journal**, 26, 161-174.

Arakawa, I., Funada, R., Nakaba, S. (2018) Changes in the morphology and functions of vacuoles during the death of ray parenchyma cells in *Cryptomeria japonica*, **Journal of Wood Science**, 64, 177-185.

Begum, S., Nakaba, S., Oribe, Y., Kubo, T., Funada, R. (2007) Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*), **Annals of Botany**, 100, 439-447.

Begum, S., Nakaba, S., Bayramzadeh, V., Oribe, Y., Kubo, T., Funada, R. (2008) Temperature responses of cambial reactivation and xylem differentiation in hybrid poplar (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*) under natural conditions, **Tree Physiology** 28, 1813-1819.

Begum, S., Furusawa, O., Shibagaki, M., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Yoshimoto, J., Jin, H.O., Sano, Y., Funada, R. (2012) Cold stability of microtubules in wood-forming tissues of conifers during seasons of active and dormant cambium, **Planta**, 235, 165-179.

Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., Funada, R. (2013) Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees, **Physiologia Plantarum**, 147, 46-54.

Begum, S., Kudo, K., Rahman, Md H., Nakaba, N., Yamagishi, Y., Nabeshima, E., Oribe, Y., Kitin, P., Funada, R. (2018) Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature, **Trees**, 32, 3-15.

Begum, S., Furusawa, O., Shibagaki, M., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Yoshimoto, J., Rahman, M.H., Sano, Y., Funada, R. (2019) Localization of actin filaments and cortical microtubules in wood-forming tissues of conifers, **IAWA Journal**, 40, 703-720.

Funada, R., Sugiyama, T., Kubo, T., Fushitani, M. (1987) Determination of indole-3-acetic acid levels in *Pinus densiflora* using the isotope dilution method, **Mokuzai Gakkaishi**, 33, 83-87.

Funada, R., Sugiyama, T., Kubo, T., Fushitani, M. (1988) Determination of abscisic acid in *Pinus densiflora* by selected ion monitoring, **Plant Physiology**, 88, 525-527.

Funada, R., Catesson, A.M. (1991) Partial cell wall lysis and the resumption of meristematic activity in *Fraxinus excelsior* cambium, **IAWA Bulletin new series**, 12, 439-444.

船田 良 (1994) 植物ホルモンによる早材・晩材形成の制御, 木質分子生物学 (樋口隆昌編著), p.187-197, 文永堂出版.

Funada, R., Kubo, T., Tabuchi, M., Sugiyama, T., Fushitani, M. (2001) Seasonal variations in endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid in the cambial region of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stems in relation to earlywood-latewood transition and cessation of tracheid production, **Holzforschung**, 55, 128-134.

Funada, R., Miura, H., Shibagaki, M., Furusawa, O., Miura, T., Fukatsu, E., Kitin, P. (2001) Involvement of localized cortical microtubules in the formation of a modified structure of wood, **Journal of Plant Research**, 114, 491-497.

Funada, R. (2002) Immunolocalisation and visualisation of the cytoskeleton in

gymnosperms using confocal laser scanning microscopy. In: Chaffey, N. (ed.) Wood Formation in Trees: Cell and Molecular Biology Techniques, p.143-157, Taylor and Francis Publisher.

船田 良 (2005) 木材の形成機構, **木材工業**, 60, 59-64.

船田 良 (2008) 樹木形成層活動の制御, **木材学会誌**, 54, 1-10.

Funada, R. (2008) Microtubules and the control of wood formation. In: Nick, P. (ed.) Plant Microtubules: Development and Flexibility, p.83-119, Springer-Verlag.

船田 良 (2011) 伸長成長と肥大成長、木質の構造 (日本木材学会編), p.109-123, 文永堂出版.

船田 良 (2015) 木質バイオマスの形成と地球環境, 閉鎖生態系・生態工学ハンドブック (生態工学会編), p.111-116, アドスリー.

Funada, R., Yamagishi, Y., Begum, S., Kudo, K., Nabeshima, E., Nugroho, W.D., Oribe, Y., Nakaba, S. (2016) Xylogenesis in trees. In: Kim, Y.S., Funada, R., Singh, A. (eds.) Secondary Xylem Biology, p.25-43, Academic Press.

船田 良, 保坂路人, 山岸祐介, 塚田健太郎, Md Hasnat Rahman, 田端雅進, 半智史 (2019) 漆生産量の異なるウルシにおける樹皮の組織構造の解剖学的解析, **森林学会誌**, 101, 305-310.

船田 良、半智史 (2020) 樹皮の組織構造、生活工芸双書 漆-植物特性と最新植栽技術- (田端雅進, 橋田光監修, 船田良, 渡辺敦史他著), p.14-20, 農山漁村文化協会.

船田 良, 半智史, 高橋さやか, 矢崎健一 (2020) 木部の構造と機能, 木本植物の生理生態 (小池孝良ら編著), p.93-110, 共立出版.

船田 良 (2021) 木材の形成、森林・林業実務必携 (東京農工大学農学部森林・林業実務必携編集委員会編), p.369-375, 朝倉書店.

船田 良、半智史 (2021) 木材の構造, 木材の化学 (伊藤和貴, 川田俊成編), p.7-16, 海青社.

船田 良 (2021) 植物ホルモンを用いた傷害樹脂道の誘導による漆滲出量の増加, **森林科学**, 93, 18-20.

船田 良 (2023) 地球温暖化と樹木の形成層活動, 木本植物の被食防衛 (小池孝良, 塩尻かおり, 中村誠宏, 鎌田直人編著), p.43-44, 共立出版.

船田 良 (2023) 木部の形成, 木材学 (日本木材学会編), p.59-67, 海青社.

船田 良 (2024) 木材の構造と形成, 木質の形成 (第3版) -バイオマス科学への招待- (福島和彦, 船田良ら編著), p.15-196, 海青社.

Furusawa, O., Funada, R., Murakami, Y., Ohtani, J. (1998) Arrangement of cortical microtubules in compression wood tracheids of *Taxus cuspidata* visualized by confocal laser microscopy, **Journal of Wood Science**, 44, 230-233.

Hatano, T., Nakaba, S., Horikawa, Y., Funada, R. (2022) A combination of scanning electron microscopy and broad argon ion beam milling provides intact structure of secondary tissues in woody plants, **Scientific Reports**, 12, Article number 9152.

Horikawa, Y., Tsushima, R., Noguchi, K., Nakaba, S., Funada, R. (2020) Development of colorless wood via two-step delignification involving alcoholysis and bleaching with maintaining natural hierarchical structure, **Journal of Wood Science**, 66, Article number 37.

Kitin, P., Funada, R., Sano, Y., Beeckman, H., Ohtani, J. (1999) Variations in the lengths of fusiform cambial cells and vessel elements in *Kalopanax pictus*, **Annals of Botany**, 84, 621-632.

Kitin, P., Sano, Y., Funada, R. (2002) Fusiform cells in the cambium of *Kalopanax pictus* are exclusively mononucleate, **Journal of Experimental Botany**, 53, 483-488.

Kitin, P., Funada, R. (2016) Earlywood vessels in ring-porous deciduous hardwoods become functional for water transport after bud burst and before the maturation of the

current-year leaves, **IAWA Journal**, 37, 315-331.

Kobayashi, O., Funada, R., Fukazawa, K., Ohtani, J. (1997) Abrupt growth changes in Norway spruce and Yezo spruce near an industrial district in Hokkaido, Japan, **Trees**, 11, 183-189.

Kobayashi, O., Funada, R., Fukazawa, K., Ohtani, J. (1997) A dendrochronological evaluation of the effects of air pollution on the radial growth of Norway spruce, **Mokuzai Gakkaishi**, 43, 824-831.

Koike, T., Watanabe, M., Watanabe, Y., Agathokleous, E., Mao, Q.Z., Eguchi, N., Takagi, K., Satoh, F., Kitaoka, S., Funada, R. (2015) Ecophysiology of deciduous trees native to Northeast Asia grown under FACE (Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment), **Journal of Agricultural Meteorology**, 71, 174-184.

Kondo, T., Kataoka, Y., Hatano, T., Funada, R. (2024) Emergence of amphiphilicity on surfaces of pure cellulose nanofibrils directly generated by aqueous counter collision process, **Biomacromolecules**, 25, 5909-5917.

Kudo, K., Nabeshima, E., Begum, S., Yamagishi, Y., Nakaba, S., Oribe, Y., Yasue, K., Funada, R. (2014) The effects of localized heating and disbudding on cambial reactivation and formation of earlywood vessels in seedlings of the deciduous ring-porous hardwood, *Quercus serrata*, **Annals of Botany**, 113, 1021-1027 (2014).

Kudo, K., Utsumi Y., Kuroda, K., Yamagishi, Y., Nabeshima E., Nakaba, S., Yasue, K., Takata, K., Funada, R. (2018) Formation of new networks of earlywood vessels in seedlings of the deciduous ring-porous hardwood *Quercus serrata* in springtime, **Trees**, 32, 725-734.

Matsumoto, R., Kayo, C., Kita, S., Nakamura, K., Lauk, C., Funada, R. (2022) Estimation of carbon stocks in wood products for private building companies, **Scientific Reports**, 12, Article number 18112.

Miyazaki, Y., Hiura, T., Kato, E., Funada, R. (2002) Allocation of resources to reproduction in *Styrax obassia* in a masting year, **Annals of Botany**, 89, 767-772.

森 惇哉、塚田健太郎、井上涼平、野澤陽子、山岸祐介、安江 恒、半 智史、船田良 (2022) オオヤマレンゲの未成熟種子を用いた組織培養による植物体再生に関する研究, **木材学会誌**, 68, 145-153.

Murakami, Y., Funada, R., Sano, Y., Ohtani, J. (1999) The differentiation of contact cells and isolation cells in the xylem ray parenchyma of *Populus maximowiczii*, **Annals of Botany**, 84, 429-435 (1999).

Nabeshima, E., Nakatsuka, T., Kagawa, A., Hiura, T., Funada, R. (2018) Seasonal changes of  $\delta D$  and  $\delta^{18}O$  in tree-ring cellulose of *Quercus crispula* suggest a change in post-photosynthetic processes during earlywood growth, **Tree Physiology**, 38, 1829-1840.

Nakaba, S., Sano, Y., Kubo, T., Funada, R. (2006) The positional distribution of cell death of ray parenchyma in a conifer, *Abies sachalinensis*, **Plant Cell Reports**, 25, 1143-1148.

Nakaba, S., Hirai, A., Kudo, K., Yamagishi, Y., Yamane, K., Kuroda, K., Nugroho, W.D., Kitin, P., Funada, R. (2016) Cavitation of intercellular spaces is critical to establishment of hydraulic properties of compression wood of *Chamaecyparis obtusa* seedlings, **Annals of Botany**, 117, 457-463.

Nakaba, S., Arakawa, I., Morimoto, H., Nakada, R., Bito, N., Imai, T., Funada, R. (2016) Agatharesinol biosynthesis-related changes of ray parenchyma in sapwood sticks of *Cryptomeria japonica* during cell death, **Planta**, 243, 1225-1236.

Nakaba, S., Kitin, P., Yamagishi, Y., Begum, S., Kudo, K., Nugroho, W.D., Funada, R. (2015) Three-dimensional imaging of cambium and secondary xylem cells by confocal laser scanning microscopy. In: Yeung, E.C.T., Stasolla, C., Summer, M.J., Huang,

- B.Q. (eds.) *Plant Microtechniques: Methods and Protocols*, Springer, Heidelberg, Germany, 431-465.
- Nakaba, S., [Funada, R.](#) (2024) Cell death of long-lived ray parenchyma cells during heartwood formation in trees, **Journal of Wood Science**, 70, Article number 46.
- 中川麗美、[船田 良](#) (2010) 絶滅危惧種ヤツガタケトウヒの成熟種子胚からの不定胚形成細胞および不定芽の誘導、**木材学会誌**, 56, 333-338.
- Nakagawa, R., Ogita, S., Kubo, T., [Funada, R.](#) (2006) Effect of polyamines and L-ornithine on the development of proembryogenic masses of *Cryptomeria japonica*, **Plant, Cell, Tissue and Organ Culture**, 85, 229-234.
- Nugroho, W.D., Yamagishi, Y., Nakaba, S., Fukuhara, S., Begum, S., Marsoem, S.N., Ko, J.H., Jin, H.O., [Funada, R.](#) (2012) Gibberellin is required for the formation of tension wood and stem gravitropism in *Acacia mangium* seedlings, **Annals of Botany**, 110, 887-895.
- Nugroho, W.D., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Begum, S., Marsoem, S.N., Ko, J.H., Jin, H.O., [Funada, R.](#) (2013) Gibberellin mediates the development of gelatinous fibers in the tension wood of inclined *Acacia mangium* Willd. seedlings, **Annals of Botany**, 112, 1321-1329.
- Oribe, Y., [Funada, R.](#), Shibagaki, M., Kubo, T. (2001) Cambial reactivation in the partially heated stem in an evergreen conifer, *Abies sachalinensis*, **Planta**, 212, 684-691.
- Oribe, Y., [Funada, R.](#), Kubo, T. (2003) Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters, **Trees**, 17, 185-192.
- Oribe, Y., [Funada, R.](#) (2017) Locally heated dormant cambium can re-initiate cell production independently of new shoot growth in a deciduous conifer, *Larix kaempferi*, **Dendrochronologia**, 46, 14-23.
- Park, I.S., Koiso, M., Morimoto, S., Kubo, T., Jin, H.O., [Funada, R.](#) (2012) Plant regeneration by somatic embryogenesis from mature seeds of *Magnolia obovata*, **Journal of Wood Science**, 58, 64-68.
- Prodhan, A.K.M.A., [Funada, R.](#), Ohtani, J., Abe, H., Fukazawa, K. (1995) Orientation of microfibrils and microtubules in developing tension-wood fibres of Japanese ash (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*), **Planta**, 196, 577-585.
- Rahman, M.H., Nugroho, W.D., Nakaba, S., Kitin, P., Kudo, K., Yamagishi, Y., Begum, S., Marsoem, S.N., [Funada, R.](#) (2019) Changes in cambial activity are related to precipitation patterns in four tropical hardwood species grown in Indonesia, **American Journal of Botany**, 106, 760-771.
- Rahman, Md H., Kudo, K., Yamagishi, Y., Nakamura, Y., Nakaba, S., Begum, S., Nugroho, W.D., Arakawa, I., Kitin, P., [Funada, R.](#) (2020) Winter-spring temperature pattern is closely related to the onset of cambial reactivation in stems of the evergreen conifer *Chamaecyparis pisifera*, **Scientific Reports**, 10, Article number 14341.
- Rahman, Md H., Begum, S., Nugroho, W.D., Satoshi Nakaba, S., [Funada, R.](#) (2022) The effects of watering on cambial activity in the stems of evergreen hardwood (*Samanea saman*) during the pre-monsoon season in subtropical Bangladesh. **Journal of Wood Science**, 68, Article number 47.
- 塚田健太郎、山岸祐介、鍋嶋絵里、保坂路人、岡田健汰、Md Hasnat Rahman、半智史、田端雅進、[船田 良](#) (2019) ウルシの未成熟胚を用いた組織培養による植物体再生に関する研究、**木材学会誌**、65、125-130.
- Tiyasa, N.P., Rahman, Md H., Nakaba, S., [Funada, R.](#) (2024) The Effects of localized heating and ethephon application on cambial reactivation, vessel differentiation, and

- resin canal development in lacquer tree, *Toxicodendron vernicifluum*, from winter to spring, **Forests**, 15, Article number 1977.
- Utsumi, Y., Sano, Y., Fujikawa, S., Funada, R., Ohtani, J. (1998) Visualization of cavitated vessels in winter and refilled vessels in spring in diffuse-porous trees by cryo-scanning electron microscopy, **Plant Physiology**, 117, 1463-1471.
- Utsumi, Y., Sano, Y., Funada, R., Fujikawa, S., Ohtani, J. (1999) The progression of cavitation in earlywood vessels of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* during freezing and thawing, **Plant Physiology**, 121, 897-904.
- Utsumi, Y., Sano, Y., Funada, R., Ohtani, J., Fujikawa, S. (2003) Seasonal and perennial changes in the distribution of water in the sapwood of conifers in a subfrigid zone, **Plant Physiology**, 131, 1826-1833 (2003).
- Watanabe, Y., Kojima, Y., Ona, T., Asada, T., Sano, Y., Fukazawa, K., Funada, R. (2004) Histochemical study on heterogeneity of lignin in *Eucalyptus* species II. The distribution of lignins and polyphenols in the walls of various types of cell, **International Association of Wood Anatomists (IAWA) Journal**, 25, 283-295.
- Watanabe, Y., Satomura, T., Sasa, K., Funada, R., Koike, T. (2010) Differential anatomical responses to elevated CO<sub>2</sub> in saplings of four hardwood species, **Plant Cell & Environments**, 33, 1101-1111.
- Yamagishi, Y., Sato, T., Uchiyama, H., Yoshimoto, J., Nakagawa, R., Nakaba, S., Kubo, T., Funada, R. (2012) Tracheary elements that resemble secondary xylem in calli derived from the conifers, *Torreya nucifera* and *Cryptomeria japonica*, **Journal of Wood Science**, 58, 557-562.
- Yamagishi, Y., Yoshimoto, J., Uchiyama, H., Nabeshima, E., Nakaba, S., Watanabe, U., Funada, R. (2013) In vitro induction of secondary xylem-like tracheary elements in calli of hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*), **Planta**, 237, 1179-1185.
- Yamagishi, Y., Kudo, K., Yoshimoto, J., Nakaba, S., Nabeshima, E., Watanabe, U., Funada, R. (2021) Tracheary elements from calli of Japanese horse chestnut (*Aesculus turbinata*) form perforation-like structures, **Planta**, 253 Article number 99.
- Yamane, K., Nakaba, S., Yamaguchi, M., Kuroda, K., Sano, Y., Lenggono, I.W., Izuta, T., Funada, R. (2024) Shapes in submicron ammonium sulfate particles after long-term exposure on tree leaves, **Asian Journal of Atmospheric Environment**, 18, Article number 26.
- Yasue, K., Funada, R., Fukazawa, K., Ohtani, J. (1997) Tree-ring width and maximum density of *Picea glehnii* as indicators of climatic changes in northern Hokkaido, Japan, **Canadian Journal of Forest Research**, 27, 1962-1970.
- Yasue, K., Funada, R., Kobayashi, O., Ohtani, J. (2000) The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors, **Trees**, 14, 223-229.
- Yazaki, K., Funada, R., Mori, S., Maruyama, Y., Abaimov, A.P., Kayama, M., Koike, T. (2001) Growth and annual ring structure of *Larix sibirica* grown at different carbon dioxide concentrations and nutrient supply rates, **Tree Physiology**, 21, 1223-1229.
- Yazaki, K., Ishida, S., Kawagishi, T., Fukatsu, E., Maruyama, Y., Kitao, M., Tobita, H., Koike, T., Funada, R. (2004) Effects of elevated CO<sub>2</sub> on growth, annual ring structure and photosynthesis in *Larix kaempferi* seedlings, **Tree Physiology**, 24, 941-949.
- 矢崎健一, 船田 良 (2005) 高 CO<sub>2</sub> 環境下での樹幹形成, **森林科学**, 45, 11-17.