

果実の光合成[§]

早稲田大学 教育・総合科学学術院
園池 公毅^{*}

1. はじめに

筆者は、ちょうど十年前から中学・高校の生徒や一般の人を対象に光合成の実験を体験してもらう体験教室を続けている。その中で人気の高いのが光合成の可視化実験である。カメラのシャッターを連続的に切ることによって植物のクロロフィル蛍光の時間変化をとらえると、いろいろな植物の「光合成活性」の二次元分布を簡単に見積もることができる。測定にかかる時間は1回につき5分程度であるから、必要に応じて材料・条件を変えて何度でも測定が可能である。一般的な科学の体験教室では、決められた実験を行ない、それについて考察あるいは解説をして終わる例が多いが、光合成可視化実験では、生徒自身が考察した結果を踏まえてさらに新たな実験を考案・実施できる点ができる点が味噌である。「仮説の設定—実験—考察—新たな仮説の設定—実験—考察—・・・」という研究のサイクルを疑似体験できることからなかなか評判がよい。

そればかりではなく、筆者自身にとっても発見があった。さまざまな材料で光合成を測定してみると、今まで葉の光合成を中心にしか考えてこなかった不勉強がひしひしと感じられる。例えば、アカカタバミの葉、ナスの実の表面、八百屋で買ってきたムラサキキャベツの葉はいずれも紫色に見えるが、この中でどれが光合成活性を持っていてどれが持っていないかわかりだろうか。正解は、順に、「光合成する」、「場合による」、「光合成しない」である。アカカタバミの葉はたとえ紫色であっても、その葉で生育している以上光合成をしているのは当然で、これを間違える人はいないだろう。一方、果実でも緑色のものは一般に光合成をしているのだが、ナスなどは判断が難しい。色は同じ紫色に見えても成熟の段階によって実際には

結果が異なり、一般に若い実ではクロロフィルを持って光合成をしているが、成熟に伴って光合成活性は失われるようである。最後のムラサキキャベツは、アカカタバミ同様、その葉の光合成により生きていのであれば、光合成をしているはずである。しかし、実際には八百屋で買ってきたムラサキキャベツの葉を測定しても光合成活性を検出できない。正直なところ、これは全く予想外だった。ムラサキキャベツの場合は八百屋で売っている結球部には光合成活性がないのである。現実の畑では、結球部の周りに広がった葉が存在するので、そこの光合成により生育が維持される。ごく当たり前のことではあるが、生き物の働きを考えるためには、常に自然の環境を考慮する必要があるというのが教訓である。ちなみに普通のキャベツでは結球部においても光合成活性が認められるので、なかなか一筋縄ではいかない。

さて、そのような実験をしているうちに、葉以外の光合成もなかなか面白いぞと思い始め、いろいろ過去の研究を調べたり、少しずつまじめな実験を進めたりしてきた。以下は、いわばその勉強の成果である。

2. 葉以外の器官における光合成

植物は光合成器官として光合成に特化した葉を持つが、光合成の場は葉緑体であり、葉緑体が存在すれば葉以外の器官でも光合成をすることは古くから知られていた。葉緑体のクロロフィルは赤色部と青色部の光を吸収するため、組織の色は葉緑体の存在のよい指標となる。紅藻やシアノバクテリアなどのフィコビルンを含む生物においては、青色のフィコビルンと黄色いカロテノイドが存在するとクロロフィル量が少なくても緑色に見える場合があるが、陸上植物においては花卉以外に大量の青色色素が蓄積する例は少ないため、

[§] 第2回日本光合成学会シンポジウム 発表賞受賞論文（ポスター発表）

^{*} 連絡先 E-mail: sonoike@waseda.jp



図1 緑色を帯びた花弁を持つクリスマスローズ

基本的には緑色に見える組織は光合成をすると考えてよい。

多くの草本の茎は緑色であり、木本においても若い枝は緑色であることが多く、いずれの場合においても光合成の電子伝達活性が検出される。草本の茎では葉と同様に光合成による正味の二酸化炭素吸収が見られるが、木本の枝の場合は正味の二酸化炭素吸収は見られないことが多く、後述する果実の光合成においてと同様、枝の内部組織の呼吸で発生する二酸化炭素を樹皮の光合成により再固定する側面が強いと考えられる¹⁾。

生殖器官である花についても、緑色の萼は光合成を行なう。昆虫の誘因に大きな役割を果たす花弁の場合は、葉と見分けられることが必要なため一般的には緑色のものは少ないが、例えばクリスマスローズの一種は緑色を帯びた花弁を持つ(図1)。クリスマスローズ (*Helleborus viridis* L. agg.) の花弁をクロロフィル蛍光とガス交換で解析した結果によれば、光化学系IIの最大量子収率の指標であるFv/Fmおよびクロロフィルa/b比は、葉でも花弁でも果実でもあまり変わらない。クロロフィル蛍光でみると果実は葉の8割程度の電子伝達活性を示すが、花弁面積当たりのガス交換速度(二酸化炭素吸収速度)は葉の1/4程度にとどまる²⁾。それでも、この植物の場合、早春には葉よりも花弁の面積の方が大きな割合を占めるので、個体の光合成に対する寄与は花弁の方が葉よりも多い場合がある。コムギの花柄を止葉(最上位葉)と比較した実験においては、チラコイド膜の構造、光化学系IIの最大量子収率の指標Fv/Fm、電子伝達の収率の指標ΦIIいずれも、発達段階の初期には差が見られず、むしろ止葉で先に老化がみられる³⁾。花柄に光を当てないと種

子の生育が遅れることから、コムギの花柄は物質生産にとって意味のあるものであることがわかる³⁾。

根の場合は上記の例とは異なり、1) 地中では光が当たらなければ光合成ができず、2) 被子植物においてはクロロフィル合成に光が必要なためそもそも地中では葉緑体が形成されないことから、通常の根においては光合成の活性は認められない。しかし、マングローブの気根や着生ランのように、自然の状態では地上に存在する根においては、緑化が認められ、葉緑体が発達することが報告されている^{4,5)}。自然の状態では地中にある根においては光を当てても顕著な緑化は起こらない場合が多く、シロイヌナズナにおいては根の緑化が地上部からの植物ホルモンのシグナルによって抑制されていることを東大の増田建先生のグループがごく最近報告されている⁶⁾。増田先生のご研究では、強制的に緑化させた根では正味の二酸化炭素吸収がみられるとのことであるから、根でも潜在的には光合成の能力を持つと結論できる。なお、青首大根で顕著に緑化する「青首」の部分は、実際には根ではなく下胚軸に相当するようであり、光合成をしていると思われる。

3. 果実の気孔と光合成色素

赤や黄色、青など色とりどりの果実をつける植物においても、未熟な段階での果実は緑色である場合が多い。前述したように、ナスのように小さいうちから紫色であって緑には見えない果実の場合でも、多量の紫色の色素(この場合はナスニン)によってクロロフィルの色が隠蔽されて緑色に見えないだけで、若い果実から色素を有機溶媒で抽出すればクロロフィルを検出することができ、また光合成活性も確認することができる。

生殖器官を持つことは植物の生長にとって一種のコストとなる。花や果実に葉緑体を持たせることは、そのコストの一部を光合成によって賄うことを目的としていると解釈できる。温帯の樹木15種において花や果実の光合成を解析した結果においては、花や果実の光合成が実際に生殖コストの軽減に寄与していることが示されている⁷⁾。

果実には気孔が存在し(図2)、その数は発生段階を通して一定であって、果実の表面積の増大とともに気孔密度は低下するとされている⁸⁾。若い果実の気孔は閉鎖を行なうが、発生段階が進むにつれて気孔が皮目に変化することも多いということなので、表皮の透

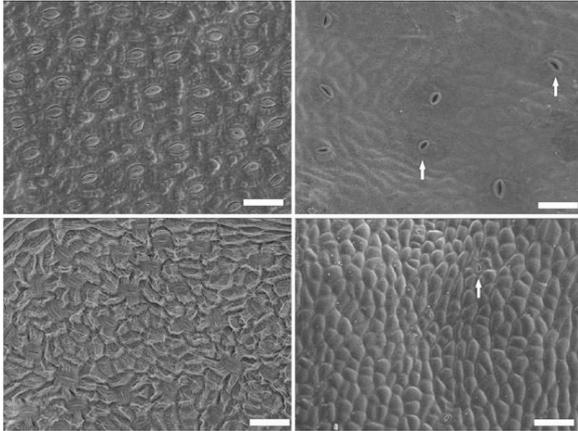


図2 葉(左)と果皮(右)のSEM画像(Ref. 9より許可を得て転載)

上段はアカシア、下段はキョウチクトウ、白棒は50 μm を示す。

過性は果実の成熟とともに徐々に低下していくと考えられる。アカシア、キョウチクトウ、ニワウルシの果皮の場合、気孔密度は葉の1/4から1/10程度と報告されている⁹⁾ことから、外部からの正味の二酸化炭素吸収速度はそれほど大きくないことが予想される。

果皮は緑色である場合にも、そのクロロフィル濃度は葉に比べると低いことが多い⁹⁾。ヒヨコマメでは面積当たりでも生重量当たりでもクロロフィル量に莢(さや)・種子・胚の間で大きな違いはないが、果実が熟していくにつれて低下する¹⁰⁾。クロロフィル a/b 比は葉に比べて果皮や種子では低く、発生段階の進行とともにさらに低下するのが一般的である^{9,11-13)}。トマトの果実のクロロフィル a/b 比は発生初期には2.44だったものが発生後期には1を切ると報告されている¹²⁾。ダイズの種子の a/b 比が低下する際には、これに対応して葉緑体のグラナスタックが増加することも観察されている¹³⁾。セイヨウアブラナの果実においても、グラナスタックの割合の多いチラコイド膜が観察されているが、不思議なことに非変性PAGEでみたクロロフィルタンパク質複合体の比率は葉と同程度と報告されている¹⁴⁾。クロロフィルタンパク質複合体の単離のためには、まず果実からのチラコイド膜の単離が必要であるが、果実は多量のデンプンとポリフェノールを含む場合が多く、クロロフィルの濃度が薄いこともあってチラコイド膜の収量は極めて低いことが多い。電子顕微鏡観察の結果と生化学的な解析結果の食い違いは、特定の性質を持つチラコイド膜が選択的に単離されてきた結果である可能性が考えられる。

果実のカロテノイド量は、クロロフィルあたりで見

たときには葉よりも高いことが多く、厚みを持つ果実では内部まで光が届きにくいいため、クロロフィルの吸収が少ない領域の光を利用する目的でカロテノイドが働いているのではないかと議論がなされている^{9,11)}。

4. 果実の光合成

では、果実は実際にどの程度の光合成活性を持つのだろうか。果実のように、厚みがあり、内部では呼吸によって正味の二酸化炭素発生が起こっているような組織で、光合成による二酸化炭素の収支を正確に測定することは簡単ではないが、¹⁴Cでラベルした二酸化炭素を利用することによりある程度の情報を得ることができる。ヒヨコマメについてラベルした二酸化炭素によって光合成を測定した結果においては、莢と種皮と胚は全て光合成能を持つが、莢だけが正味の二酸化炭素固定を行っていた¹⁰⁾。逆にいえば、種皮と胚は光合成をする組織ではあるものの、光合成産物を生み出すソースにはなっていないことが分かる。セイヨウアブラナの種子でも¹⁴Cの取り込みで見た光合成速度は葉より低く、液相酸素電極でみた酸素発生速度は呼吸速度と同程度でソースにはなっていない¹⁴⁾。

一方、電子伝達活性をクロロフィル蛍光で測定した場合には、果実表面でも葉に匹敵する活性を示すことが多い。クロロフィル蛍光測定においては、呼吸活性が大きくても光合成の測定に影響を及ぼさないため、果実のような組織を測定対象とした場合に威力を発揮する。トマトの実をクロロフィル蛍光によって測定した例では、その光-光合成曲線は多少弱光馴化した特徴を示すが、物質生産に対する寄与は小さくないことが示されている¹⁵⁾。同じくトマトにおいて、果実全体としては二酸化炭素の正味の放出を示す場合でも、クロロフィル蛍光からは電子伝達活性が認められ、発生初期には F_v/F_m は0.8を超えることが報告されている¹²⁾。二酸化炭素固定活性に関しては、RuBisco活性、PEPCase活性が共に認められ、後者の活性の方が高いと報告されている¹²⁾。一般的に果実においては、PEPCaseによる二酸化炭素のリンゴ酸への固定がみられ、 C_4 /CAM植物のような二酸化炭素濃縮・蓄積系の役割を果たしている可能性があり、RuBisco活性はそれほど重要でないとの指摘もある⁸⁾。コムギの花柄においても、PEPCase活性が果実の成熟後期には葉より高くなることが報告されている³⁾。しかし、ダイズの

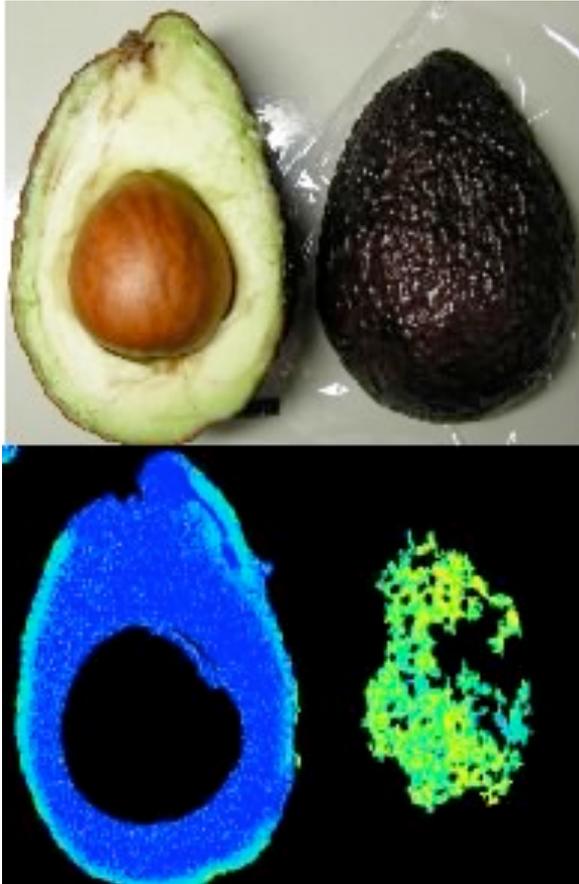


図3 アボガドの断面と表面の写真とクロロフィル蛍光変化の疑似カラー画像

種子ではRuBiscoが働いていると報告されており¹⁶⁾、ナタネとダイズの種子で明暗周期を通して調べた結果においても、RuBiscoは明暗に関わらず活性を持っていることが報告されている¹¹⁾。果実が特殊な炭素同化経路を持っているという主張が正しいかどうかについては、今後も研究が必要であると考えられる。

クロロフィル蛍光による光合成測定においては、カメラを用いた二次元測定が簡単にできるため、果実の断面における光合成の分布の解析も容易である。例えば、図3には、アボガドの断面と表面について、写真（上段）とクロロフィル蛍光画像（下段）を対比させて示している。下段に示す蛍光画像においては、励起光の照射を開始した時の蛍光強度（ F_0 ）と、蛍光が極大値に達した時の蛍光強度（ F_p ）から計算される蛍光変化の相対比 $(F_p - F_0) / F_p$ を疑似カラーにより示している。疑似カラーでは相対蛍光変化が大きくなるにつれて、青から緑を経て黄色になるように示しており、これを光合成の収率の大雑把な指標として扱うことが可能である。写真の右側の果皮は、見た目は真黒であるが、下段の蛍光変化の画像から、ある程度の光

合成能をもつことがわかる。また、中央の種子は光合成をしていない（クロロフィルを持たない）ものの、いわゆる果肉の部分は光合成をしており、特に果皮の直下では中央近くに比べて蛍光変化が大きいことが見てとれる。このような測定は極めて簡便であるため、1990年代の初頭から行なわれており、15種類の果実を比較した例¹⁷⁾や、エンドウとオオムギの種子の断面の光合成をパルス変調クロロフィル蛍光イメージングで観察した例¹⁸⁾がある。エンドウでは電子伝達速度が弱光で飽和し、果実の内側になるほど同じ励起光で測定した場合の電子伝達の収率が低下する一方、非光化学消光が大きくなる¹⁸⁾。これらの結果は、果実の内部には光環境の大きな勾配があり、異なる光環境に応じて光合成装置が馴化していることを示しているのだろう。オオムギでは果皮の特定の薄い層にのみクロロフィルがみられるが、この部分の葉緑体は葉のものと見分けがつかず、比較的高い電子伝達速度を示す¹⁸⁾。オオムギの果皮の電子伝達は、葉ほどではないが、エンドウの種子と比べるとより強光まで飽和しない。同様にクロロフィル蛍光イメージングと電子顕微鏡により発達段階の異なるダイズの種子を解析した例によれば、発達初期には種子表面近くと種子内部の光合成の差は少ないが、中期から後期にかけて内部の電子伝達速度が大きく低下することが報告されている¹⁹⁾。この場合は、発達段階における光環境の変化を反映しているというよりは、代謝自体が種子の発達に伴って変化し、その変化が内部でより早く進行すると解釈するのが自然であると思われる。

5. 果実の光合成の生理的意義

果実であっても最外層は外界に面しており、光環境は葉の場合と変わらない。パルス変調クロロフィル蛍光法により測定した果実表面の電子伝達速度の光飽和曲線は、葉と変わらない例¹⁾、葉より弱光で飽和する例¹⁵⁾、など必ずしも一定ではないが、若い果実表面の場合は、基本的には葉と同等の電子伝達活性を示すと考えてよいだろう。一方で、気孔密度が低く、内部で盛んな呼吸が起こることから、二酸化炭素環境は葉と大きく異なる。果実の光合成において、その主要な役割が外界からの二酸化炭素吸収なのか、それとも内部で発生した呼吸による二酸化炭素の再固定なのかについては、古くから議論があった。トマトおよびアボガドの表面の光合成をパルス変調クロロフィル蛍光によ

り測定した結果においては、外気から二酸化炭素を除いたのちも光合成の電子伝達活性は長く維持される。果実の外側部分だけにした場合には二酸化炭素濃度を低下させると短時間で電子伝達活性が落ちることを考え合わせると、トマトやアボガドの果実表面の光合成の主要な目的は、主に果実内部で発生する二酸化炭素の再固定であると考えられる¹⁷⁾。ヒヨコマメの莢全体を高濃度の二酸化炭素にさらした場合には光合成活性は上昇しないが、莢の中に二酸化炭素を注入するとその80%以上が固定される¹⁰⁾との実験結果も上記の仮説を支持する。莢のどの部分で光合成を行なっているかをさらに細かく調べると、莢の内側部分の葉緑体量は全体の15%以下であり、二酸化炭素固定活性も全体の40%以下であることから、莢の内側などの特定の部位で二酸化炭素の再固定が行なわれているわけではなく、莢全体が再固定を担っていると考えられる¹⁰⁾。

一方で、莢の中の種子を考えた場合は、外側の緑色部分によって光の大部分が吸収され、内部は極端な弱光条件になっている。例えば莢の透過率は緑色の光の領域でもダイズで30%程度¹⁶⁾、ナタネでは20%程度¹¹⁾、ソラマメにいたっては数%である。当然そのような環境下の光合成は弱光に馴化していると考えられる。ダイズ種子の成熟の過程において電子伝達が低下していく際には、種子内部の電子伝達活性が光飽和しづらくなっているとの報告もあるものの¹⁹⁾、一般的には、果実内部は弱い光で電子伝達が飽和する弱光馴化型の光合成を示すとの報告が多い^{9,18)}。いずれにせよ、果実の表面とは異なり、内部の種子・子葉の光合成速度の絶対値はかなり小さく、その光合成に生理的な意義があるかどうかについては古くから議論の対象であった。

ナタネやダイズの果実は莢を持ち、種子はその内部に作られる。ナタネの胚を放射性炭素でラベルした炭素源を加えて組織培養した実験においては、炭素取り込み効率は光照射により上昇し、DCMU添加で暗所レベルに戻った²⁰⁾。ナタネとダイズの種子で代謝に対する光の影響を検討した例では、脂肪酸の種子への蓄積は莢を部分的に暗くすると低下し、レドックス制御を受けるリンゴ酸脱水素酵素の活性を種子で調べると、光条件では活性化され暗所で不活化されていた¹¹⁾。これらの結果は、内部の種子においても光環境の変化に应答して代謝の状態を調節していることを示している。ダイズを用いた代謝物ラベル実験によれば、

光はATP合成に寄与するが、還元力の正味の生成は見られず¹⁶⁾、ナタネの種子の光合成速度はスクロース添加で上がることから、光合成の主要な役割は、母体から供給された糖を油脂に変換するためのATPとNADPHの供給にある¹⁴⁾との指摘がなされている。ただし、ダイズの種子の光合成と脂質合成の間には負の相関がみられる²¹⁾との報告もある。

これらの考え方とは異なり、果実内における光合成の意義を、果実内の活発な呼吸による低酸素状態を酸素発生によって緩和することに求める考え方もある⁴⁾。扁平な葉と比べて、丸い果実は体積当たりの表面積が小さいうえに、先にも述べたように果実表面の気孔密度は低い。酸素プローブによって種子内の酸素濃度を直接測定すると、酸素濃度は表面から中心へと低下し、この酸素濃度は暗所ではさらに低下する。また、低酸素が果実内のさまざまな代謝活性を制限していること自体については多くの報告がある²¹⁾。ナタネの脂質への炭素取り込みが外気の酸素濃度を60%にまで増加させても変化しなかったというデータも報告されている²⁰⁾ので、実際の物質代謝に対する酸素の重要性は必ずしも確定的ではない。しかし外部の酸素濃度を上げた実験においては、莢の透過性をも考慮に入れる必要があることを考えると、光合成の酸素発生が低酸素状態の緩和に働いている可能性は高いように思われる。

6. 果実の光合成装置の特殊性

上述のように、若い果実の表面(果皮)の光合成は、葉の光合成とそれほど大きな違いを持たないように思われる。一方、果実の内部、種子や胚、子葉などの光合成に関しては、外部から透過する弱光に馴化するため、アンテナサイズを増大させると考えられる。これは、クロロフィル*a/b*比が葉などに比べて低いこととよく対応する。もともと、一般的に果実は多量のデンプンとポリフェノールを含むため、チラコイド膜の単離も困難な場合が多く、生化学的な仕事は皆無と言ってよい。実際にどのような変化が起こっているのかという点については、必ずしも明確ではない。

単に弱光に馴化しているというだけでなく、光合成装置自体に違いがある場合もみられる。これまで、光合成のメカニズムに踏み込んで果実を研究した例はほとんどないが、クロロフィル蛍光の立ち上がり速度をアカシア、キョウチクトウ、ニワウルシの果皮と果実

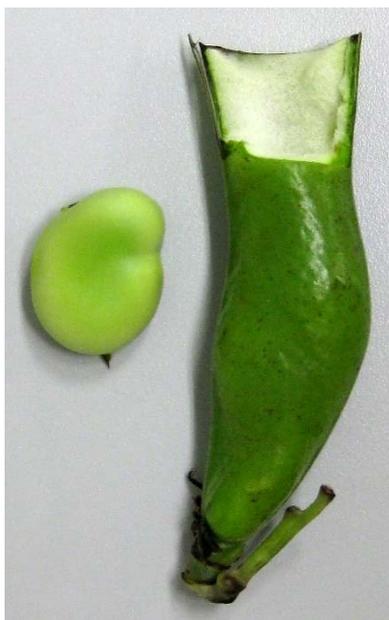


図4 ソラマメの莢と豆

で比較した例がある⁹⁾。蛍光の立ち上がり速度は葉よりも果皮で高く、果実ではさらに高い。蛍光上昇速度の解析、いわゆる JIP テストの結果からは、果皮および果実において酸素発生系の異常に加え、系 I の電子受容プールが小さくなっていることが示唆されている⁹⁾。系 I の電子受容プールに関しては、低酸素下の呼吸活性低下から来る ATP 要求を満たすためにサイクリック電子伝達が動いているのではないかと議論がなされているが、酸素発生系の異常については、生理的な解釈が難しい。

筆者らが行ったソラマメの実験においても光合成の異常が豆において認められている。ソラマメの場合、ダイズなどに比べて莢の厚みが極端に厚く、しかも内側が白い毛でおおわれているため (図4)、莢の透過率は緑色の領域の光でも数%程度にしかならない。電子伝達の光強度依存性をみると、種皮の光合成は莢の光合成に比べて一桁低い光量で飽和する。これについては、極端な弱光馴化として解釈可能であるが、他にも光化学系 II の最大量子収率の指標 F_v/F_m が低いなどの異常が認められる。 F_v/F_m は、果実の成熟とともに低下するが、種皮においてはごく若い時期においても莢や葉に比べて低い。弱光で光合成が飽和する場合は、測定光による F_v/F_m の見かけ上の低下がみられるが、測定光を十分に弱くしても F_v/F_m は莢のレベルには達しないため、この低下は光化学系 II 自体の異常に起因していると結論できる。さらに、光化学系 I についても、低温蛍光スペクトルの極大が短波長に

シフトしており、アンテナ系に異常を持つと考えられる。残念ながら現時点ではこのような光合成装置自体の異常に対して適応的な意義を見いだすことはできていない。

7. おわりに

葉が光合成の場であることは小学生から教えられる。一方で、葉以外の部位が光合成をすることは必ずしも一般に広く知られているとは言い難い。果実表面の光合成は、内部で発生した二酸化炭素の再吸収を通して果実の生長に必要なプロセスであり、また果実内部の光合成も、おそらくは低酸素状態の緩和などを通して重要な役割を果たしている。また、果実の光合成装置は、特に果実内部においては、一般的な葉の光合成とは異なる特殊な状態を取っている可能性がある。果実の光合成の研究は、生化学的な実験手法が制約されることもあり、現在まで主に放射性炭素の取り込み、光学・電子顕微鏡による観察、そしてクロロフィル蛍光測定により解析が進められてきた。今後は技術的な工夫により、光合成装置の実態についての情報を得ることが必要となると思われる。

筆者は、一般向けの公開実験などにおいて、光合成のさまざまな実験を行ってきた経験から、一般の人の素朴な好奇心を満たすような研究が、科学に対する一般社会の理解を増進させ、ひいては「仕分け」に代表されるような基礎科学に対する逆風の防波堤となるものであると考えるようになった。果実の光合成の研究は、そのような好奇心を満たす研究としての条件を満たしている。さらに「葉」という一つの視点から行なわれがちな光合成研究に、別の視点を導入する点でも意味があるのではないかと考えている。

Received July 15, 2012, Accepted July 24, 2012, Published August 31, 2012

参考文献

1. Aschan, G., and Pfanz, H. (2003) Non-foliar photosynthesis - a strategy of additional carbon acquisition, *Flora* 198, 81-97.
2. Aschan, G., Pfanz, H., Vodnik, D., and Batič, F. (2005) Photosynthetic performance of vegetative and reproductive structures of green hellebore (*Helleborus viridis* L. agg.), *Photosynthetica* 43, 55-64.

3. Kong, L., Wang, F., Feng, B., Li, S., Si, J., and Zhang, B. (2010) The structural and photosynthetic characteristics of the exposed peduncle of wheat (*Triticum aestivum* L.): an important photosynthate source for grain-filling, *BMC Plant Biol.* 10, 141.
4. Gill, A.M., and Tomlinson, P.B. (1977). Studies of the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 4: The adult root system. *Biotropica* 9, 145-155.
5. Benzing, D.H., Friedman, W.E., Peterson, G., and Renfrow, A. (1983) Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of Orchidaceae in the epiphytic biotope. *Am. J. Bot.* 70,121-133.
6. Kobayashi, K., Baba, S., Obayashi, T., Sato, M., Toyooka, K., Keränen, M., Aro, E.-M., Fukaki, H., Ohta, H., Sugimoto, K., and Masuda, T. (2012) Regulation of root greening by light and auxin/cytokinin signaling in Arabidopsis, *Plant Cell* 24, 1081-1095.
7. Bazzaz, F.A., Carlson, R.W., and Harper, J.L. (1979) Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flower and fruits, *Nature* 279, 554-555.
8. Blanke, M.M., and Lenz, F. (1989) Fruit photosynthesis, *Plant Cell Environ.* 12, 31-46.
9. Kalachanis, D., and Manetas, Y. (2010) Analysis of fast chlorophyll fluorescence rise (O-K-J-I-P) curves in green fruits indicates electron flow limitations at the donor side of PSII and the acceptor sides of both photosystems, *Physiol. Plant.* 139, 313-323.
10. Furbank, R.T., White, R., Palta, J.A., and Turner, N.C. (2004) Internal recycling of respiratory CO₂ in pods of chickpea (*Cicer arietinum* L.): the role of pod wall, seed coat, and embryo, *J. Exp. Bot.* 55, 1687-1696.
11. Ruuska, S.A., Schwender, J., and Ohlrogge, J.B. (2004) The capacity of green oilseeds to utilize photosynthesis to drive biosynthetic processes, *Plant Physiol.* 136, 2700-2709.
12. Carrara, S., and Pardossi, A., Soldatini, G.F., Tognoni, F., and Guide, L. (2001) Photosynthetic activity of ripening tomato fruit, *Photosynthetica* 39, 75-78.
13. Saito, G.Y., Chang, Y.C., Walling, L.L., and Thompson, W.W. (1989) A correlation in plastid development and cytoplasmic ultrastructure with nuclear gene expression during seed ripening in soybean, *New Phytol.* 113, 459-469.
14. Asokanathan, P., Johnson, R.W., Griffith, M., and Krol, M. (1997) The photosynthetic potential of canola embryos, *Physiol. Plant.* 101, 353-360.
15. Hetherington, S.E., Smillie, R.M., and Davies, W.J. (1998) Photosynthetic activities of vegetative and fruiting tissues of tomato, *J. Exp. Bot.* 49, 1173-1181.
16. Allen, D.K., Ohlrogge, J.B., and Shachar-Hill, Y. (2009) The role of light in soybean seed filling metabolism, *Plant J.* 58, 220-234.
17. Smillie, R.M. (1992) Calvin cycle activity in fruit and the effect of heat stress, *Sci. Hortic.* 51, 83-95
18. Tschiersch, H., Borisjuk, L., Rutten, T., and Rolletschek, H. (2011) Gradient of seed photosynthesis and its role for oxygen balancing, *BioSystems* 103, 302-308.
19. Borisjuk, L., Nguyen, T.H., Neuberger, T., Rutten, T., Tschiersch, H., Claus, B., Feussner, I., Webb, A.G., Jakob, P., Weber, H., Wobus, U., and Rolletschek, H. (2005) Gradients of lipid storage, photosynthesis and plastid differentiation in developing soybean seeds, *New Phytol.* 167, 761-776.
20. Goffman, F.D., Alonso, A.P., Schwender, J., Shachar-Hill, Y., and Ohlrogge, J.B. (2005) Light enables a very high efficiency of carbon storage in developing embryos of rapeseed, *Plant Physiol.* 138, 2269-2279.
21. Borisjuk, L., and Rolletschek, H. (2009) The oxygen status of the developing seed, *New Phytol.* 182, 17-30.

Photosynthesis of Fruits

Kintake Sonoike*

Faculty of Education and Integrated Arts and Sciences, Waseda University