



作物光合效率对逆境适应及提高途径研究进展

饶德民^{1, #}, 董青松^{3, #}, 程彤¹, 于德彬¹, 亓立强², 赵婧¹, 闫晓燕¹, 孟凡钢^{1, *}, 张伟^{1, *}

¹吉林省农业科学院大豆研究所, 大豆国家工程研究中心, 长春130033

²农业农村部大豆机械化生产重点实验室, 黑龙江大庆163319

³吉林省种子管理总站, 长春130021

#并列第一作者

*共同通信作者: 孟凡钢(mengfg2013@163.com)、张伟(zw.0431@163.com)

摘要: 光合作用作为主要驱动力维持着地球植物的生长。虽然我们在调控光合作用的生理生化及分子调控机制研究中取得了一些进展, 但我们对复杂多变的自然环境下光合作用调控机理的认知仍然有限, 因此光合作用在作物中改善程度较低, 甚至可能远未达到其生物极限。本文详细概述了限制光合效率的非生物胁迫因素(高温、盐碱和干旱), 讨论了提高作物光合效率的途径, 并展望光合作用改善的未来前景, 以期作为作物光合改良新目标的确立以及光合作用在提高作物产量方面的发展提供系统全面的参考。

关键词: 光合作用; 胁迫; 光合效率; 作物产量

Research progress of crop photosynthetic efficiency adaptation to adversity and improving ways

RAO Demin^{1, #}, DONG Qingsong^{3, #}, CHENG Tong¹, YU Debin¹, QI Liqiang², ZHAO Jing¹, YAN Xiaoyan¹, MENG Fangang^{1, *}, ZHANG Wei^{1, *}

¹Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, National Engineering Research Center of Soybean, Changchun 130033, China

²Key Laboratory of Soybean Mechanized Production, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Daqing, Heilongjiang 163319, China

³Jilin Seed Management Station, Changchun 130021, China

#Co-first authors

*Co-corresponding authors: Meng FG (mengfg2013@163.com), Zhang W (zw.0431@163.com)

Abstract: Photosynthesis is the main driving force that sustains the growth of plants on Earth. We have made some progress in the study of physiological, biochemical and molecular regulation mechanism of photosynthesis. However, our understanding of the regulation mechanism of photosynthesis in the complex and changeable natural environment is still limited, so the improvement of photosynthesis in crops is low, and may even be far from its biological limit. In this paper, we summarized the abiotic stress factors (high temperature, salinity and drought) that limit photosynthetic efficiency, then discussed the ways to improve crop photosynthetic efficiency, and looked forward to the future prospects of photosynthesis improvement, in order to provide a systematic and comprehensive reference for the establishment of new

收稿 2023-09-21 修定 2024-05-01

资助 吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2022RCG010、CXGC2022RCG011)、国家现代农业产业技术体系建设项目(CARS-04-PS15)、农业农村部大豆机械化生产重点实验室开放课题(SMP202208)和吉林省农业科学院定向委托项目(KYJF2023DX012)。

targets for crop photosynthetic improvement and the development of photosynthesis in improving crop yield.

Key words: photosynthesis; environmental stress; photosynthetic efficiency; crop yield

光合作用是有机体利用太阳能把二氧化碳(CO₂)和水合成有机物并放出氧气的过程,自人类发现光合作用以来,对于植物光合作用的研究一直是农业提高生产力的热点问题。光合作用不仅局限于绿色植物的叶子,而且也发生在水生和陆地植物的幼小发育胚胎以及细菌中。虽然多种生理、生化和分子过程共同决定了植物的生产力,但稳定的光合作用仍然被认为是健康植物生长和发育的必要条件。本文综述了高温、干旱和盐分3种主要非生物胁迫对作物光合作用机制的影响,以及提高作物光合效率的潜在途径;希望在充分认知作物的逆境调控机理的基础上,为作物光合改良新目标的确立以及在提高作物产量方面的发展提供系统全面的参考。

1 限制光合作用的主要因子

1.1 高温对光合作用的影响

全球气温的上升在很大程度上会影响植物生存,因此温度升高对作物光合作用的全面影响一直是全球科学家重点研究的领域。关于气温上升对作物光合性能(Ainsworth和Ort 2010)、光合酶的功能(Slattery和Ort 2019)、植物碳代谢(Dusenge等2019)等方面的影响研究已经有了一些有深远意义的综述。当温度高于一定阈值水平会破坏细胞内稳态和代谢平衡,影响植物生长发育和最终的产量构成(Sharma等2020)。由于光合作用中众多组件对热胁迫的敏感性,如高温会破坏类囊体膜,抑制膜相关的电子载体和酶,影响电子传递速率,进而抑制光能捕获,从而降低光合速率(Pokharel等2020),而且高温还会破坏水氧化复合物、光系统II(PSII)以及捕光复合体(light-harvesting complex, LHC)的结构和功能的完整性(Lípová等2010)。虽然植物能够微调其光合作用能力以应对高温,但短期的极端温度还是会破坏叶绿体中叶绿素的生物合成,而较长时间的高温甚至会触发叶绿素降

解过程,对叶绿素合成造成不可逆的损害(Antonio等2017)。在作物中,高温通过降低生物合成酶的活性来抑制叶绿素的生物合成(Dutta等2009)。大麦幼苗在高温处理48 h后,参与吡咯生物合成途径的5-氨基乙酰丙酸脱水酶活性的降低(Mathur等2014);在热胁迫下,芹菜叶片中参与叶绿素生物合成的基因下调(Huang等2017);黄瓜叶片中原叶绿素内酯生物合成的抑制(Tewari和Tripathy 1999),这些生物合成酶变化均显著影响了叶绿素在细胞内的生物合成。除了对叶绿素合成的影响,也有一些研究认为在作物冠层叶片中调控二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)基因的差异表达以及热激酶在高温下的表达能促进作物的光合热适应(Yamori等2014)。由于复杂的光合反应过程中涉及众多间接或直接参与各类催化酶,因此酶本身的热敏性也决定了高温对作物光合作用的正向或反向作用。

光合作用器官对热胁迫非常敏感,因为抑制位点比细胞破坏的反应更快(Mathur等2014),通常光合作用器官在感知热胁迫后通过将细胞能量转移到氧化还原中心作出反应(Biswal等2011)。目前认为,参与光合碳同化直接相关的酶的热不稳定性仍然是导致C3和C4作物在升温条件下出现光合抑制的主要原因(Slattery和Ort 2019),而Rubisco是光合作用的关键酶,热胁迫会使Rubisco的酶活性迅速下降,进而影响光合作用过程(Jajoo和Allakh-verdiev 2017)。在一些物种中,具有分子量为41 kDa (β -isoform)和47 kDa (α -isoform)的Rubisco活化酶(Rubisco activating enzyme, RCA)蛋白能够激活Rubisco (Salvucci等1987),它们在热应激条件下的热敏感性具有重要生理意义(Scafaro等2019; Kim等2021)。此前在水稻(Wang等2010)和菠菜(Kim和Portis 2006)的研究表明, α -亚型比 β -亚型更耐高温,表明 α -RCA亚型在轻度热胁迫下的光合适应中具有关键作用,而 β -RCA亚型在正常条件下维持Rubisco的初始活性中发挥了重要作用。因此,RCA

基因调控和2种异构体表达的遗传基础可能有助于理解当前环境条件下Rubisco活化的优化机制。鉴于Rubisco不同种类的大小亚基的独特组合为优化高温下的动力学性能提供了机会(Martin-Avila等2020; Lin等2020; Sakoda等2021), 因此为了提高作物中Rubisco活化酶高温耐受性, 探索温度诱导的Rubisco活化酶的差异表达是当前具有潜力的策略。例如近些年, 在面包小麦中, Rubisco活化酶亚型之间热耐受性的改变是由一个充当热调节开关的氨基酸取代导致的, 这将为未来的基因组编辑工作提供极具吸引力的目标(Scafaro等2019; Degen等2020)。

高温胁迫通常伴随着光胁迫, 这两种胁迫在时空上的交错会破坏作物的光合机制(Tikkanen等2012)。光抑制过程与PSII对高温的热敏性有关, 而PSII的活性与电子传递链密不可分, 研究表明影响电子传递的关键因素主要有2个: (1)高温下类囊体膜通透性增加, 导致PSII和LHC效率受损; (2)PSII完整性对电子传递的依赖性(Janka等2013)。研究表明, 中等程度的高温及光强对PSII虽然不会造成严重的损伤, 但会阻碍PSII在应激后的修复过程(Evans 2013)。由于PSI比PSII更稳定, 因此适度的热胁迫会促进PSI活性, 表现为产生更多的ATP来增加类囊体质子电导和PSI周围电子流, 随后, 较高的NADPH/ATP比值会降低基质供体中的质体醌(plastoquinone, PQ)池, 从而激活NADH介导的循环电子流(Sharkey和Zhang 2010)。由此可见电子传递链的稳定程度直接或间接受高温胁迫的影响。此外研究表明, Rubisco能催化光合CO₂同化和光呼吸两种相互竞争的途径, 这两种途径的主导地位与Rubisco的加氧酶活性有关(Bathellier等2020; von Caemmerer 2020)。高温下光呼吸速率增加是由于在高温下O₂相对于CO₂表现较高特异性(Jordan和Ogren 1984), Rubisco对CO₂和O₂的特异性比值随着温度的升高而下降, 因而高温下较高Rubisco氧化倾向会产生更多的2-磷酸乙醇酸, 而2-磷酸乙醇酸必须通过光呼吸途径循环, 因而最终会导致先前固定的碳以能量耗散的形式损失(Walker等2016)。相比于室温环境下短期高温胁迫仅仅加速了作物叶片的光呼吸速率, 从而导致较低的碳同

化量, 当高温持续时间较长, 作物则会产生强烈且快速的热适应反应, 从而降低高温的影响(Kumarathunge等2019), 但由于这种热适应可能太慢或太小, 所产生的可衡量益处仍然掩盖不了长期高温对作物光合机制的损伤(Thomey等2019)。在这种情况下, 光合碳同化速率和光呼吸速率的降低或升高的能量平衡会在热适应峰值处发生转变, 因此在未来越来越多的高温事件发生情况下, 注重热适应峰值下的光合碳同化研究是提高作物产量的重要手段(Moore等2021)。生长在自然环境中的作物由于品种特性具有很大的耐高温潜力, 这与它们在长期的进化过程中形成的适应和防御策略有关。改良光合作用, 包括提高叶片、植物和树冠层在较高温下的适应能力, 可能是一种有助于提高作物产量的应急策略(Wu等2019; Furbank等2020)。

1.2 盐胁迫对光合作用的影响

植物的生物化学和生理过程在盐分过高的土壤很容易受到影响, 特别是作物光合作用过程。盐胁迫引起的光合能力下降容易导致生产力低下, 研究表明盐胁迫能使作物产量下降50% (Gururani等2015; Sharma等2020)。而盐诱导的光合能力减弱与多种因素密切相关。盐胁迫下, 作物外在表现为叶片气孔的开闭程度降低甚至关闭, 尽管增加环境CO₂浓度但也只能部分恢复光合速率, 这说明盐离子在光合作用中存在离子效应, 甚至是不依赖于气孔关闭的效应(Van Zelm等2020)。作物光合作用的变化与这些内在效应的产生密不可分。早期研究也发现盐诱导的渗透胁迫通过对亚细胞器结构产生的离子效应, 来降低光合作用(Lawlor 2009)。这是由于叶绿体中产生能量所必需的质子动力依赖于类囊体膜上pH值和电势变化之间的密切协调, 盐离子会因为其所带正电荷对pH值的影响而扰乱这种平衡(Bose等2017)。正如细胞膜容易对盐胁迫产生应激反应一样(Hao等2021), 研究发现叶绿体中高浓度的离子, 如钠(Na⁺)和氯(Cl⁻)离子等会对类囊体膜造成显著的破坏(Pan等2021)。此外高浓度的无机盐会导致类囊体膜中光合磷酸化不可逆的失活和阻碍电子传递(Muhammad等2021)。在盐胁迫下, 离子通道和转运体在维持叶

绿体功能中起着潜在的作用(Bose等2017),例如缺乏 K^+ 离子的逆向转运蛋白(KEA1)或KEA2的突变体叶绿体光合性能明显下降,但是在添加钠盐后这种现象得到缓解(Kunz等2014)。总的来说 Na^+ 通过破坏质子动力和叶绿体功能影响光合作用,也说明在盐胁迫下诱导的内在生理机制的紊乱是引起作物产量下降的主要原因。

此前大量不同作物对盐胁迫的响应研究也表明,严重的盐胁迫是导致叶绿素破坏、电子传递不畅和光合活性降低的一个不可忽视因素(Li等2010)。在盐胁迫下,一些植物如小麦、苜蓿、蓖麻和向日葵的光合色素减少(Perveen等2010; Ramarajan等2013), Najafpour等(2015)发现细胞中较高的 Na^+ 离子浓度会改变钾离子(K^+)/ Na^+ 的比值,从而瞬间影响植物和一些蓝藻中光合作用的生物能过程(光合色素的降解)。同样, Eckardt (2009)的研究表明盐诱导的变化会加速光合色素的降解。一些其他研究也发现不同作物在盐胁迫下表现较低叶绿素含量(Ivanov和Velitchkova 2014)。此外,盐胁迫不仅显著降低了盐敏感品种的净光合速率、羧化效率和二磷酸核酮糖羧化酶含量,而且因盐胁迫下叶绿体突起形成,而使数量显著提高的二磷酸核酮糖羧化酶载体可以迁移到液泡中并与液泡结合,这可能是盐胁迫下Rubisco快速降解的一种重要机制(He等2014)。在耐盐大豆中,盐胁迫加速环式电子流的机制与光照下NAD(P)H脱氢酶的表达和ATP积累的增加有关,此外与 Na^+ 转运相关的基因表达也上调。在此基础上,提出了一种基因表达产物利用ATP产生的能量将更多的 Na^+ 隔离到叶肉细胞的液泡中,从而减轻盐胁迫条件下光合机构的损伤的模型(He等2015)。

盐胁迫下,向日葵愈伤组织和植株中叶绿素的生物合成受叶绿素的前体谷氨酸和5-氨基乙酰丙酸含量的影响(Santos 2004)。耐盐作物在盐胁迫条件下生长时,叶绿素含量会增加(Akram和Ashraf 2011),因此具有较高叶绿素含量的耐盐作物可能表现具强膜稳定性。所以当前不少研究把叶绿素含量作为一个耐盐能力筛选的重要指标(Akram和Ashraf 2011),然而Juan等(2005)通过研究番茄叶片 Na^+ 水平与光合色素含量关系发现叶绿素含量并

不总是与耐盐性相关。作物是否耐盐还得这取决于作物自身的品种特性。也有研究通过对甘蔗和辣椒进行盐胁迫处理发现,它们植株在不同生长阶段类的胡萝卜素和叶绿素含量均发生明显变化(Gomathi和Rakkiyapan 2011)。说明盐胁迫下植物的类胡萝卜素含量也可作为选择标准。此外,基因水平的耐盐性选择也具有很大潜力;例如,水稻*OsSUV3*基因编码DExH/D-box解旋酶的Ski2家族,在盐胁迫下发挥作用,促进光合作用并辅助抗氧化机制(Tuteja等2014)。综上所述,与光合相关的叶绿素含量、膜损伤、光合色素和光合生理变化是盐胁迫下的主要指标,膜的破坏和色素的降解严重影响作物的生长发育和生理参数。

1.3 干旱对光合作用的影响

干旱胁迫是限制作物生长和产量的重要的环境因子之一(Tanveer等2019)。干旱胁迫下,作物叶片光合碳同化量的下降与叶片的气孔限制密不可分(Liang等2020)。当前由于气候变暖及地下水可用性降低导致的干旱不可避免影响了植物的生长;为了在干旱环境下生存,植物会逐渐适应并通过采取不同的策略进行自我调整,如增加根毛数量大量吸水、关闭气孔、渗透调节、现出较厚的角质层和增强耐受水平等(Sharma等2019)。干旱也会导致一些非气孔机制的变化也会降低光合作用(Hajiboland等2017)。例如,水分缺乏在很大程度上会影响光合器官的功能,并对类囊体膜造成严重破坏,降低了叶绿素含量(Batra等2014),此外气孔关闭干扰了 CO_2 的吸收,改变了酶活性,导致膜破裂,减少ATP的合成和RuBP的再生,从而抑制Rubisco活性,进而影响光合作用的过程。在自然波动光环境条件下,干旱导致的叶片气孔气体扩散度的降低会引起光和诱导的延迟,最终引起光合同化碳的损失(Sakoda等2022)。轻度干旱胁迫通常会抑制光合作用和气孔导度(Medrano等2002),在这种情况下,植物通常会采取防御策略,通过控制叶片组织的净 CO_2 和蒸腾速率来提高水分利用效率(water use efficiency, WUE) (Chaves等2009)。相比之下,在严重干旱胁迫下,叶肉细胞的脱水使有效 CO_2 难以利用,更显著抑制了光合作用的代谢过程,导致WUE和根系导水率降低(Dias和

Brüggemann 2010; Din等2011)。研究发现干旱使小麦穗对籽粒灌浆的贡献受到影响,这与干旱导致的光合碳同化过程受阻有关(Kottmann等2014; Merah等2017)。以上说明干旱胁迫导致作物叶片光合碳同化量降低,主要与气孔限制紧密相关。植物在适应干旱的过程中采取多种自我调整策略,如增加根毛吸水、关闭气孔、渗透调节、增强耐旱能力等。这些调整有助于维持水分平衡和光合作用的基本功能。

干旱能通过降低PSII的量子产量对PSII产生负面影响(Tattini等2014)。例如通过改变的叶绿素荧光动力学来影响PSII (Zhang等2011)。Batra等(2014)证实了叶绿素荧光和水分含量降低,导致脱水进一步造成了PSII电子传输和PQ的降低。在干旱胁迫下,叶绿素的同化、降解和生物合成等方面已被许多研究者报道。叶绿素的生物合成过程中酶活性的调节依赖于特定基因型,作为叶绿素降解关键调控因子的叶绿体靶向蛋白SGR (STAY-GREEN)受高温和干旱影响其表达受损,抑制了绿豆种子中叶绿素的降解和保留过程。此外,叶绿素酶和过氧化物酶参与了叶绿素的快速分解,从而减缓了其生物合成过程(Kaewsuksaeng 2011)。Ashraf和Harris (2013)发现小麦叶绿素同化与干旱条件没

有关系,这可能是由于参与叶绿素生物合成的特定酶的活性变化受品种间叶绿素合成的特异性变化有关。此外,也有研究发现干旱对不同作物的叶绿素a/b的比值有很大影响,而且跟作物自身的对干旱的耐受性也密不可分(Jaleel等2009; Jain等2010)。一些含解旋酶结构域的蛋白质在维持光合作用及抗氧化机制方面发挥着作用,如水稻中的这种酶受干旱胁迫影响表现出上调现象(Ambavar-am等2014; Chintakovid等2017),此外水稻的抗旱性可能通过体内NADP(H)平衡利用的光适应性介导。以上表明,干旱通过降低PSII的量子产量和影响叶绿素荧光动力学,进而干扰PSII的电子传输,对光合作用产生负面影响。同时,干旱对叶绿素的合成、降解和生物合成产生影响,调节关键酶活性,影响叶绿素的生物合成和降解过程。叶绿素a/b比值的变化与作物对干旱的耐受性相关。解旋酶结构域蛋白在维持光合作用和抗氧化机制中发挥关键作用。这些因素共同作用,对植物的内在生理调控造成影响,进而影响作物的光合能力。

2 提高作物光合效率的途径

2.1 扩大捕光天线系统的光谱吸收范围

阳光是人类可利用的最丰富、最可持续的能

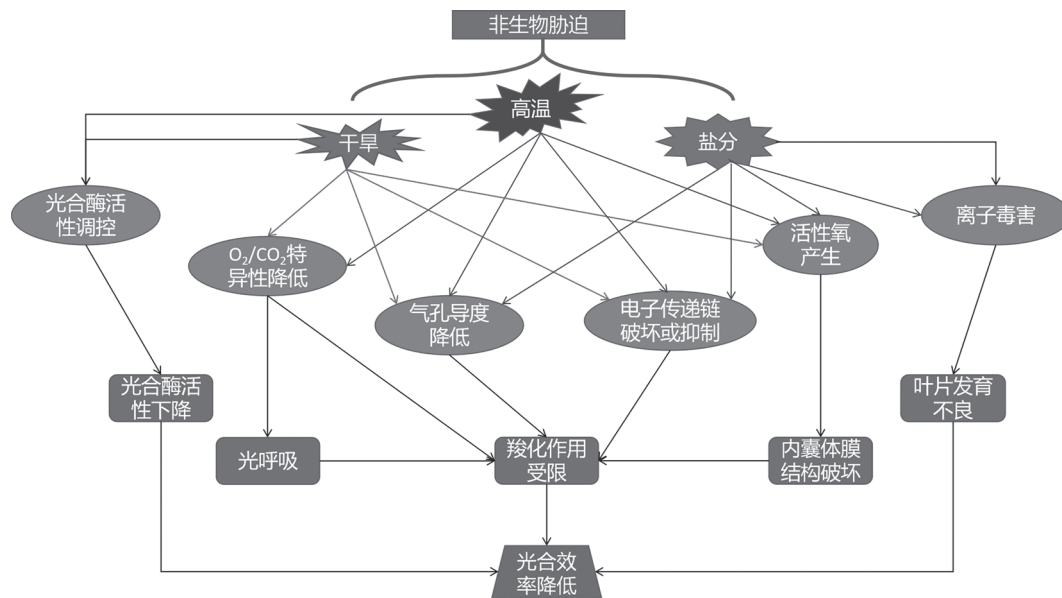


图1 非生物胁迫对作物光合作用的影响

Fig. 1 Effects of abiotic stress on crop photosynthesis

源,但热力学定律表明,并不是每个被捕获光子的所有能量都能被用于光合产物合成。光合产物生产效率直接依赖于光合系统的光子捕获和转换效率。有研究认为,光合效率低下的主要原因是自然界生命体串联使用了2种光谱吸收范围相似的光化学系统来产生分解水和消耗烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADP⁺)所需的质子动力势,这两个光系统竞争相同的太阳光谱区域,将导致能源效率降低了一半(Hanna和Nozik 2006)。在只考虑叶绿素的光谱吸收和有氧光合作用的双光系统结构情况下,光合作用基于自由能产生葡萄糖的效率理论极限为12% (Walker 2009)。再考虑到已知的光捕获损失、超电势和光呼吸损失等情况,C3和C4植物的光合效率最大限度分别降低到4.6%和6.0% (Zhu等2010)。因此一个提高光合效率的直接方式是改良光吸收色素,以扩大光谱吸收范围(Chen和Blankenship 2011)。为了解决这一问题,有研究希望通过对微生物某领域的研究达到减少捕光天线系统的尺寸(Mussgnug等2007; Mitr和Melis 2008),截断的光采集天线系统可以在减少表面的光饱和和效应的情况下扩大吸收光谱,并使更深层的细胞接收到更多的光能。一般植物和藻类通常只能吸收可见光,一些蓝藻拥有变异的叶绿素能够吸收近红外光(740~750 nm),从而达到可储存更多太阳能的目的(Chen和Blankenship 2011; Chen等2010)。一些绿藻(例如莱茵衣藻)已经进化出遗传策略来组装LHC,以使其在低光条件下最大限度地捕获光。通过工程技术向作物引入这些特异的捕光天线系统不失为一种提高光合效率的重要途径。

2.2 缩短PSII热耗散的弛豫时间

光是光合作用的能量来源,植物接收的光能很多时候超过光合同化能力,但它们也能成功地应对过多的光损伤(Ort 2001)。通过调节PSII天线系统中的热耗散来减弱PSII的D1蛋白的破坏有助于保护PSII免受过多光的损伤(Long等1994)。当然这个可逆的光保护过程降低了PSII和CO₂同化的最大量子产量。野外环境下,冠层中的光照是持续波动的,当光强高于一定阈值时,高热耗散也可以保护PSII免受氧化损伤;当光强低于过量水平时,叶片CO₂同化光子通量的恢复需要一定的时间,如

果时间过长,这将导致叶片在高光条件向低光条件转换时会限制光合碳同化,并且这一效应会因低温而延长(Zhu等2004)。朱新广等人通过使用反向光线追踪算法来预测冠层模型中随机选择的120个点的光动力学,描述了冠层内光通量的不连续和非均匀性,并从理论上说明通过基因型的选择或工程改造缩短叶片从光保护状态恢复到正常状态的时间(PSII热耗散的弛豫时间),从而使 F_v/F_m 在光保护下降低更小,将有助于增加田间作物冠层对碳的吸收,从而提高作物产量(Zhu等2004)。

2.3 引入藻类的CO₂浓缩机制

提高绿色植物的光合作用效率一直是提高作物生产力的重要途径,光合作用碳同化的暗反应的过程由Rubisco催化,但由于CO₂和氧气在Rubisco上竞争作用,以及Rubisco本身的催化效率极低,因此Rubisco加氧酶反应和光呼吸可以通过提高Rubisco周围的CO₂浓度来抑制,从而提高光合效率和产量(Andersson 2008)。一些光合作用的生物已经进化出CO₂浓缩机制,例如蓝藻为应对低CO₂浓度的环境进化出了CO₂浓缩机制(CO₂-concentrating mechanism, CCM),通过羧酶体包裹RuBisCo并高度富集CO₂,从而提高催化效率(Singh等2016)。因此通过生物工程手段将蓝藻的CCM系统引入C3作物被认为是一种潜在的提高植物光合效率的方法(Hennacy和Jonikas 2020)。有研究通过基因工程的手段将聚球藻中的1,5-二磷酸核酮糖羧化酶引入并替换掉了烟草中原有的RuBisCo,为引入蓝细菌的CCM系统打下了基础,提高作物产量打下了基础(Lin等2014)。有研究通过建立动力学模型来模拟在C3作物叶片中添加蓝藻的CCM的组分,分析蓝细菌CCM的必要组分对改善C3作物光合作用潜力的影响,发现不改变叶片解剖结构的情况下,叶片净CO₂吸收可以提高近60%,这与农田中的人为提高CO₂浓度导致叶片CO₂吸收增加类似;此外模拟结果表明,单一转运蛋白的加入能提高9%光合作用,如果所有转运蛋白都加入将提高16%光合作用(McGrath和Long 2014)。工程改良C2光合作用类似简单的CCM,它捕获、浓缩并重新吸收光呼吸CO₂,是一种很有前途的方法,目前还处于起步阶段(Bellasio和Farquhar 2019)。因为所有需要的

基因都存在于C3物种中, C2光合作用的一个优势是能够利用本源基因, 并仅改变它们的调控和表达(Lundgren 2020)。因而能直接调控光呼吸通路达到降低光呼吸成本的目的, 且天然光呼吸基因的过度表达可以促进光合碳同化和作物生长, 也可能改变光合作用和光呼吸之间的平衡(López-Calcano等2019)。目前也有研究人员通过用含有5种酶编码序列的单一构建体进行转化, 在水稻中建立了一个功能性的C4途径, 但在实现任何效益之前, 其表达过程仍需优化(Ermakova等2021)。在深入了解CO₂浓缩机制的基础上, 通过对相关浓缩结构组中晶体结构解析也有重要发现, 对蓝藻分子伴侣Raf1以及Raf1和RuBisco大亚基RbcL复合体的晶体结构解析, 发现RuBisco酶组装和成熟过程的多层次精细动态调控分子机理, 为人工改造Rubisco以更好利于CO₂浓缩机制引入C3作物最终提高光合作用效率奠定了基础(Xia等2020)。

2.4 优化RuBP再生途径

资源在光合碳代谢酶之间的分配平衡可能是自然选择优化的结果, 然而相比于当今单一栽培追求最大光合生产力而言, 以往植物为了生存和繁殖力并不一定要选择最大的光合生产力(Zhu等2007), 因此改变碳代谢酶之间的资源分配在提高光合速率方面是存在一定潜力的。植物叶片中RuBP的再生能力是限制C3植物光合作用在欠饱和和光水平条件下的主要因素。提高植物的RuBP再生能力来应对未来气候和环境(高温、CO₂浓度上升)的变化是一种有效的策略(Köhler等2017)。RuBP的再生速率可能受到电子传输速率或光合碳还原(photosynthetic carbon reduction, PCR)循环中关键酶的限制, 如景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶(sedoheptulose-1,7-bisphosphatase, SBPase)和果糖-1,6-二磷酸酶(fructose-1,6-bisphosphatase, FBPase) (Raines 2003, 2006)。利用与进化算法相结合的光合碳代谢动态模型预测发现, 优化PCR循环酶之间的资源分配可以提升植物在高浓度CO₂大气环境下的光合速率(Raines 2003)。因此理论上假设没有ATP或NADPH限制, 通过增加SBPase的活性增加RuBP再生能力, 会导致RuBP再生受到限制的条件下表现更高的光合速率。此外也有大量研究, 通过过表达

SBPase和FBPase的基因能使水稻、大豆、番茄、小麦以及烟草等在正常或者胁迫环境下表现较强的光合能力和较好的植株长势(Raines 2006; Feng等2007; Ding等2016; Driever等2017)。通过对FBP/SBPase的过表达, 表现出的促进光合作用的现象, 表明对主要粮食作物的RuBP再生途径的调控修饰, 不仅可以缓解未来CO₂浓度升高条件下全球气温上升对产量的影响, 更是解决未来粮食问题的重要手段。

2.5 合成光呼吸旁路

在25°C和当前大气CO₂浓度下, C3光合作用固定碳可能会因光呼吸而损失约30%, 而且这种损失的大小随着温度的升高而增加(Zhu等2010)。因此, 光呼吸被认为是一种可以通过改变来提高光合效率的途径。在过去的研究中, 通过下调光呼吸通路中的调控酶表达的基因或者抑制光呼吸通路中相关酶的活性, 并没有达到光合效率的提高目的(Baumann等1981; Somerville 2001)。这说明, 缺少光呼吸途径, 植物无法有效代谢光呼吸中间体, 并且抑制卡尔文循环所必需的RuBP再生过程。如果通过设计一个光呼吸旁路绕过光呼吸途径而不是直接减少光呼吸, 这样既能达到代谢RuBP氧化产生的2-磷酸乙醇酸, 同时减少碳、氮和能量的损失, 避免光呼吸中间体的积累(Zhu等2010)。目前在植物中设计并测试了以下3种光呼吸旁路途径。(1) Kebeish旁路: 通过将大肠杆菌的乙醇酸分解代谢途径从引入拟南芥中, 使叶绿体中的乙醇酸在叶绿体中转化为甘油酸而不释放氨, 降低了能量消耗, 减少了CO₂的逸散和氨的释放, 提高了拟南芥的净光合作用和生物量产量(Kebeish等2007)。(2) Carvalho旁路: 乙醛酸在过氧化物酶体中转化为羧基丙酮酸, 同样没有氨的释放, 但这一途径仅仅部分在烟草中实现(Carvalho等2011)。(3) Maier旁路: 该旁路的特点是乙醇酸在叶绿体中完全氧化, 通过该途径转基因拟南芥的光合作用和生物量都得到了提高(Maier等2012)。这三种反应绕过叶绿体或过氧化物酶体中的光呼吸作用, 或者将乙醇酸完全氧化成叶绿体中的CO₂, 这些反应的不同之处在于它们对能量和还原力的需求以及乙醇酸分解代谢的方向。但是以上三种光呼吸旁路途径, 一般

只有在低光照和短日照条件下才能观察到光合产能的增加。Shen等(2019)利用多基因组组装和转化系统成功地在水稻叶绿体中建立了一种新的光呼吸旁路(称为GOC旁路),其特点是在3种水稻自源酶(即乙醇酸氧化酶、草酸氧化酶和过氧化氢酶)的催化下,乙醇酸完全氧化成CO₂时不产生还原性当量,并证明了GOC植物在强光条件下具有显著的光合优势。综上所述,光呼吸旁路可以提高植物的生产力,但这是由于光呼吸中间体的利用,使光合碳更充分地用于再固定,还是由于该途径能量平衡的改善,仍有待证实。因此,进一步了解野生型植物光呼吸CO₂的再固定程度是非常重要的。

3 未来发展趋势

光合作用效率的提高似乎为解决满足未来粮食需求所需的可持续增产的挑战提供了一个令人兴奋的机会,在相同或减少对水和氮资源的使用的情况下,实现更高的光合作用速率,可能将改变21世纪农业格局。基于植物逆境胁迫下的光合生理及分子调控机制的认识,光合循环从光能吸收、电子传递、光暗反应、再到光合产物形成,针对其中涉及的各个小物质能量循环过程,至今已有研究设计了相应的提高作物光合效率的途径,例如扩大捕光天线系统的光谱吸收范围、缩短PSII热耗散的弛豫时间、引入藻类的CO₂浓缩机制、优化RuBP再生途径以及合成光呼吸旁路等途径。未来需要在结合以上光合改良的基础上,针对植物光合特点创新创新光合作用调控方法,如利用光反应蛋白和光感受器,可以调控光合作用的启动和关闭,以适应不同的光照条件,以此提高光合作用的效率,并减少能量浪费。未来面对复杂多变的气候环境,未来作物的光合改良除了重点解决提高光能利用效率、光合电子传输产量、碳同化,以及限制在光呼吸过程中损失的问题,更应注重改良后的适应性和广谱性问题。要想实现以上光合作用效率优化的目标,应综合利用生物化学、分子生物学、物理学和化学等领域的宏观或微观技术手段,深入解析光合作用中所涉及的光能转化机理、水裂解机理、电子传递机制、光能耗散机理、叶绿体发生调控机理及全球尺度波动环境下碳同

化机制,并且系统全面地从生物或非生物胁迫,时间或空间,甚至进化角度更进一步夯实光合作用的基础研究,以期在植物的复杂光合作用系统中找到更有效地利用自然资源的调控方法或手段。

参考文献(References)

- Ainsworth EA, Ort DR (2010). How do we improve crop production in a warming world? *Plant Physiol*, 154 (2): 526–530
- Akram NA, Ashraf M (2011). Improvement in growth, chlorophyll pigments and photosynthetic performance in salt-stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of 5-aminolevulinic acid. *Agrochimica*, 55 (2): 94–104
- Ambavaram MMR, Basu S, Krishnan A, et al (2014). Coordinated regulation of photosynthesis in rice increases yield and tolerance to environmental stress. *Nat Commun*, 5 (1): 1–14
- Andersson I (2008). Catalysis and regulation in Rubisco. *J Exp Bot*, 59 (7): 1555–1568
- Antoniou C, Chatzimichail G, Xenofontos R, et al (2017). Melatonin systemically ameliorates drought stress-induced damage in *Medicago sativa* plants by modulating nitro-oxidative homeostasis and proline metabolism. *J Pineal Res*, 62 (4): e12401
- Ashraf M, Harris PJC (2013). Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51 (2): 163–190
- Bathellier C, Yu LJ, Farquhar GD, et al (2020). Ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activates O₂ by electron transfer. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117 (39): 24234–24242
- Batra NG, Sharma V, Kumari N (2014). Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, and thylakoid membrane proteins of *Vigna radiata*. *J Plant Interact*, 9 (1): 712–721
- Baumann G, Balfanz J, Gunther G (1981). Inhibitory effects of alpha-hydroxypyridine methane sulfonate (HPMS) on net photosynthesis of *Beta vulgaris* (sugar beet) and *Chenopodium album*. *Biochem Physiol Pflanz*, 176 (5): 423–438
- Bellasio C, Farquhar GD (2019). A leaf-level biochemical model simulating the introduction of C2 and C4 photosynthesis in C3 rice: gains, losses and metabolite fluxes. *New Phytol*, 223 (1): 150–166
- Biswal B, Joshi PN, Raval MK, et al (2011). Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signalling and adaptation. *Curr Sci*, 101 (1): 47–56
- Bose J, Munns R, Shabala S, et al (2017). Chloroplast func-

- tion and ion regulation in plants growing on saline soils: lessons from halophytes. *J Exp Bot*, 68 (12): 3129–3143
- Carvalho JFC, Madgwick PJ, Powers SJ, et al (2011). An engineered pathway for glyoxylate metabolism in tobacco plants aimed to avoid the release of ammonia in photorepiration. *BMC Biotechnol*, 11 (1): 1–17
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann Bot*, 103 (4): 551–560
- Chen M, Blankenship RE (2011). Expanding the solar spectrum used by photosynthesis. *Trends Plant Sci*, 16 (8): 427–431
- Chen M, Schliep M, Willows RD, et al (2010). A red-shifted chlorophyll. *Science*, 329 (5997): 1318–1319
- Chintakovid N, Maipoka M, Phaonakrop N, et al (2017). Proteomic analysis of drought-responsive proteins in rice reveals photosynthesis-related adaptations to drought stress. *Acta Physiol Plant*, 39 (10): 1–13
- Degen GE, Worrall D, Carmo-Silva E (2020). An isoleucine residue acts as a thermal and regulatory switch in wheat Rubisco activase. *Plant J*, 103 (2): 742–751
- Dias M C, Brüggemann W (2010). Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes. *Photosynthetica*, 48 (1): 96–102
- Din J, Khan SU, Ali I, et al (2011). Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. *J Anim Plant Sci*, 21 (1): 78–82
- Ding F, Wang M, Zhang S, et al (2016). Changes in SBPase activity influence photosynthetic capacity, growth, and tolerance to chilling stress in transgenic tomato plants. *Sci Rep*, 6 (1): 1–14
- Driever SM, Simkin AJ, Alotaibi S, et al (2017). Increased SBPase activity improves photosynthesis and grain yield in wheat grown in greenhouse conditions. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 372 (1730): 20160384
- Dusenge ME, Duarte AG, Way DA (2019). Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytol*, 221 (1): 32–49
- Dutta S, Mohanty S, Tripathy BC (2009). Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea. *Plant Physiol*, 150 (2): 1050–1061
- Eckardt NA (2009). A new chlorophyll degradation pathway. *Plant Cell*, 21 (3): 700
- Ermakova M, Arrivault S, Giuliani R, et al (2021). Installation of C4 photosynthetic pathway enzymes in rice using a single construct. *Plant Biotechnol J*, 19 (3): 575–588
- Evans JR (2013). Improving photosynthesis. *Plant Physiol*, 162 (4): 1780–1793
- Feng L, Wang K, Li Y, et al (2007). Overexpression of SBPase enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic rice plants. *Plant Cell Rep*, 26 (9): 1635–1646
- Furbank RT, Sharwood R, Estavillo GM, et al (2020). Photons to food: genetic improvement of cereal crop photosynthesis. *J Exp Bot*, 71 (7): 2226–2238
- Gomathi R, Rakkiyapan P (2011). Comparative lipid peroxidation, leaf membrane thermostability, and antioxidant system in four sugarcane genotypes differing in salt tolerance. *Int J Plant Physiol Biochem*, 3 (4): 67–74
- Gururani MA, Venkatesh J, Tran LSP (2015). Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Mol Plant*, 8 (9): 1304–1320
- Hajiboland R, Cheraghvareh L, Poschenrieder C (2017). Improvement of drought tolerance in tobacco (*Nicotiana rustica* L.) plants by silicon. *J Plant Nutr*, 40 (12): 1661–1676
- Hanna MC, Nozik AJ (2006). Solar conversion efficiency of photovoltaic and photoelectrolysis cells with carrier multiplication absorbers. *J Appl Phys*, 100 (7): 074510
- Hao S, Wang Y, Yan Y, et al (2021). A review on plant responses to salt stress and their mechanisms of salt resistance. *Horticulturae*, 7 (6): 132
- He Y, Fu J, Yu C, et al (2015). Increasing cyclic electron flow is related to Na⁺ sequestration into vacuoles for salt tolerance in soybean. *J Exp Bot*, 66 (21): 6877–6889
- He Y, Yu C, Zhou L, et al (2014). Rubisco decrease is involved in chloroplast protrusion and Rubisco-containing body formation in soybean (*Glycine max.*) under salt stress. *Plant Physiol Biochem*, 74: 118–124
- Hennacy JH, Jonikas MC (2020). Prospects for engineering biophysical CO₂ concentrating mechanisms into land plants to enhance yields. *Annu Rev Plant Biol*, 71: 461–485
- Huang W, Ma HY, Huang Y, et al (2017). Comparative proteomic analysis provides novel insights into chlorophyll biosynthesis in celery under temperature stress. *Physiol Plant*, 161 (4): 468–485
- Ivanov AG, Velitchkova MY (2014). Mechanisms of stimulation of photosystem I activity in chloroplast membranes under heat stress. Correlation between P700 photooxidation and thermostability of thylakoid membrane organization. In: Allakhverdiev SI, Rubin AB, Shuvalov VA (eds). *Contemporary Problems of Photosynthesis*, 2: 377–395. Moscow–Izhevsk: Izhevsk Institute of Computer
- Jain M, Tiwary S, Gadre R (2010). Sorbitol-induced changes in various growth and biochemical parameters in maize. *Plant Soil Environ*, 56 (6): 263–267
- Jajoo A, Allakhverdiev SI (2017). High-temperature stress in

- plants: consequences and strategies for protecting photosynthetic machinery. *Plant Stress Physiol*, 2017: 138–154
- Jaleel CA, Manivannan P, Wahid A, et al (2009). Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int J Agric Biol*, 11 (1): 100–105
- Janka E, Körner O, Rosenqvist E, et al (2013). High temperature stress monitoring and detection using chlorophyll a fluorescence and infrared thermography in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora*). *Plant Physiol Biochem*, 67: 87–94
- Jordan DB, Ogren WL (1984). The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta*, 161 (4): 308–313
- Juan M, Rivero RM, Romero L, et al (2005). Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. *Environ Exp Bot*, 54 (3): 193–201
- Kaewsuksaeng S (2011). Chlorophyll degradation in horticultural crops. *Walailak J Sci Technol*, 8 (1): 9–19
- Kebeish R, Niessen M, Thiruveedhi K, et al (2007). Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Biotechnol*, 25 (5): 593–599
- Kim K, Portis AR (2006). Kinetic analysis of the slow inactivation of Rubisco during catalysis: effects of temperature, O₂ and Mg⁺. *Photosyn Res*, 87 (2): 195–204
- Kim SY, Slaterry RA, Ort DR (2021). A role for differential Rubisco activase isoform expression in C₄ bioenergy grasses at high temperature. *GCB Bioenergy*, 13 (1): 211–223
- Köhler IH, Ruiz-Vera UM, Van Looke A, et al (2017). Expression of cyanobacterial FBP/SBPase in soybean prevents yield depression under future climate conditions. *J Exp Bot*, 68 (3): 715–726
- Kottmann L, Schittenhelm S, Gieseemann A (2014). Suitability of carbon isotope discrimination, ash content and single mineral concentration for the selection of drought-tolerant winter rye. *Plant Breed*, 133 (5): 579–587
- Kumarathunge DP, Medlyn BE, Drake JE, et al (2019). Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. *New Phytol*, 222 (2): 768–784
- Kunz HH, Gierth M, Herdean A, et al (2014). Plastidial transporters KEA1, -2, and -3 are essential for chloroplast osmoregulation, integrity, and pH regulation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (20): 7480–7485
- Lawlor DW (2009). Musings about the effects of environment on photosynthesis. *Ann Bot*, 103 (4): 543–549
- Li TX, Zhang Y, Liu H, et al (2010). Stable expression of *Ara-bidopsis* vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene *AtNHX1*, and salt tolerance in transgenic soybean for over six generations. *Chin Sci Bull*, 55 (12): 1127–1134
- Liang G, Liu J, Zhang J, et al (2020). Effects of drought stress on photosynthetic and physiological parameters of tomato. *J Am Soc Hortic Sci*, 145 (1): 12–17
- Lin MT, Occhialini A, Andralojc PJ, et al (2014). A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops. *Nature*, 513 (7519): 547–550
- Lin MT, Stone WD, Chaudhari V, et al (2020). Small subunits can determine enzyme kinetics of tobacco Rubisco expressed in *Escherichia coli*. *Nat Plant*, 6: 1289–1299
- Lípová L, Krchňák P, Komenda J, et al (2010). Heat-induced disassembly and degradation of chlorophyll-containing protein complexes *in vivo*. *Biochim Biophys Acta*, 1797 (1): 63–70
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann Rev Plant Biol*, 45 (1): 633–662
- López-Calcano PE, Fisk S, Brown KL, et al (2019). Over-expressing the H-protein of the glycine cleavage system increases biomass yield in glasshouse and field-grown transgenic tobacco plants. *Plant Biotechnol J*, 17 (1): 141–151
- Lundgren MR (2020). C₂ photosynthesis: a promising route towards crop improvement? *New Phytol*, 228 (6): 1734–1740
- Maier A, Fahnenstich H, Von Caemmerer S, et al (2012). Glycolate oxidation in *A. thaliana* chloroplasts improves biomass production. *Front Plant Sci*, 3: 38
- Martin-Avila E, Lim Y-L, Birch R, et al (2020). Modifying plant photosynthesis and growth via simultaneous chloroplast transformation of Rubisco large and small subunits. *Plant Cell*, 32 (9): 2898–2916
- Mathur S, Agrawal D, Jajoo A (2014). Photosynthesis: response to high temperature stress. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 137: 116–126
- McGrath JM, Long SP (2014). Can the cyanobacterial carbon-concentrating mechanism increase photosynthesis in crop species? A theoretical analysis. *Plant Physiol*, 164 (4): 2247–2261
- Medrano H, Escalona J M, Bota J, et al (2002). Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Ann Bot*, 89 (7): 895–905
- Merah O, Evon P, Monneveux P (2017). Participation of green organs to grain filling in triticum turgidum var durum grown under mediterranean conditions. *Int J Mol Sci*, 19 (1): 56
- Mitra M, Melis A (2008). Optical properties of microalgae

- for enhanced biofuels production. *Opt Express*, 16 (26): 21807–21820
- Moore CE, Meacham-Hensold K, Lemonnier P, et al (2021). The effect of increasing temperature on crop photosynthesis: from enzymes to ecosystems. *J Exp Bot*, 72 (8): 2822–2844
- Muhammad I, Shalmani A, Ali M, et al (2021). Mechanisms regulating the dynamics of photosynthesis under abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 11: 615942
- Mussgnug JH, Thomas-Hall S, Rupprecht J, et al (2007). Engineering photosynthetic light capture: impacts on improved solar energy to biomass conversion. *Plant Biotechnol J*, 5 (6): 802–814
- Najafpour MM, Ghobadi MZ, Larkum AW, et al (2015). The biological water-oxidizing complex at the nano–bio interface. *Trends Plant Sci*, 20 (9): 559–568
- Ort DR (2001). When there is too much light. *Plant Physiol*, 125 (1): 29–32
- Pan T, Liu M, Kreslavski VD, et al (2021). Non-stomatal limitation of photosynthesis by soil salinity. *Crit Rev Environ Sci Technol*, 51 (8): 791–825
- Perveen S, Shahbaz M, Ashraf M (2010). Regulation in gas exchange and quantum yield of photosystem II (PSII) in salt-stressed and non-stressed wheat plants raised from seed treated with triacontanol. *Pak J Bot*, 42 (5): 3073–3081
- Pokharel M, Chiluwal A, Stamm M, et al (2020). High nighttime temperature during flowering and pod filling affects flower opening, yield and seed fatty acid composition in canola. *J Agron Crop Sci*, 206 (5): 579–596
- Raines CA (2003). The Calvin cycle revisited. *Photosyn Res*, 75 (1): 1–10
- Raines CA (2006). Transgenic approaches to manipulate the environmental responses of the C3 carbon fixation cycle. *Plant Cell Environ*, 29 (3): 331–339
- Ramarajan S, Henry JL, Saravana GA (2013). Effect of seaweed extracts mediated changes in leaf area and pigment concentration in soybean under salt stress condition. *RR-JoLS*, 3: 17–21
- Sakoda K, Taniyoshi K, Yamori W, et al (2022). Drought stress reduces crop carbon gain due to delayed photosynthetic induction under fluctuating light conditions. *Physiol Plant*, 174 (1): e13603
- Sakoda K, Yamamoto A, Ishikawa C, et al (2021). Effects of introduction of sorghum RbcS with rice RbcS knockdown by RNAi on photosynthetic activity and dry weight in rice. *Plant Prod Sci*, 24 (3): 346–353
- Salvucci ME, Werneke JM, Ogren WL, et al (1987). Purification and species distribution of Rubisco activase. *Plant Physiol*, 84 (3): 930–936
- Santos CV (2004). Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Sci Hortic*, 103 (1): 93–99
- Scafaro AP, Bautsoens N, den Boer B, et al (2019). A conserved sequence from heat-adapted species improves Rubisco activase thermostability in wheat. *Plant Physiol*, 181 (1): 43–54
- Sharkey TD, Zhang R (2010). High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis. *J Integr Plant Biol*, 52 (8): 712–722
- Sharma A, Kumar V, Shahzad B, et al (2020). Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *J Plant Growth Regul*, 39 (2): 509–531
- Sharma A, Shahzad B, Kumar V, et al (2019). Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. *Biomolecules*, 9 (7): 285
- Shen BR, Wang LM, Lin XL, et al (2019). Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice. *Mol Plant*, 12 (2): 199–214
- Singh SK, Sundaram S, Sinha S, et al (2016). Recent advances in CO₂ uptake and fixation mechanism of cyanobacteria and microalgae. *Crit Rev Environ Sci Technol*, 46 (16): 1297–1323
- Slattery RA, Ort DR (2019). Carbon assimilation in crops at high temperatures. *Plant Cell Environ*, 42 (10): 2750–2758
- Somerville CR (2001). An early Arabidopsis demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration. *Plant Physiol*, 125 (1): 20–24
- Tanveer M, Shahzad B, Sharma A, et al (2019). 24-Epibrassinolide application in plants: an implication for improving drought stress tolerance in plants. *Plant Physiol Biochem*, 135: 295–303
- Tattini M, Velikova V, Vickers C, et al (2014). Isoprene production in transgenic tobacco alters isoprenoid, non-structural carbohydrate and phenylpropanoid metabolism, and protects photosynthesis from drought stress. *Plant Cell Environ*, 37 (8): 1950–1964
- Tewari AK, Tripathy BC (1999). Acclimation of chlorophyll biosynthetic reactions to temperature stress in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Planta*, 208 (3): 431–437
- Thomey ML, Slattery RA, Köhler IH, et al (2019). Yield response of field-grown soybean exposed to heat waves under current and elevated [CO₂]. *Glob Change Biol*, 25 (12): 4352–4368
- Tikkanen M, Grieco M, Nurmi M, et al (2012). Regulation of the photosynthetic apparatus under fluctuating growth light. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 367 (1608): 3486–3493

- Tuteja N, Tarique M, Tuteja R (2014). Rice SUV3 is a bidirectional helicase that binds both DNA and RNA. *BMC Plant Biol*, 14 (1): 1–9
- Van Zelm E, Zhang Y, Testerink C (2020). Salt tolerance mechanisms of plants. *Ann Rev Plant Biol*, 71: 403–433
- von Caemmerer S (2020). Rubisco carboxylase/oxygenase: From the enzyme to the globe: a gas exchange perspective. *J Plant Physiol*, 252: 153240
- Walker BJ, VanLoocke A, Bernacchi CJ, et al (2016). The costs of photorespiration to food production now and in the future. *Ann Rev Plant Biol*, 67: 107–129
- Walker DA (2009). Biofuels, facts, fantasy, and feasibility. *J Appl Phycol*, 21 (5): 509–517
- Wang D, Li XF, Zhou ZJ, et al (2010). Two Rubisco activase isoforms may play different roles in photosynthetic heat acclimation in the rice plant. *Physiol Plant*, 139 (1): 55–67
- Wu A, Hammer GL, Doherty A, et al (2019). Quantifying impacts of enhancing photosynthesis on crop yield. *Nat Plant*, 5: 380–388
- Xia LY, Jiang YL, Kong WW, et al (2020). Molecular basis for the assembly of RuBisCO assisted by the chaperone Rfl. *Nat Plant*, 6 (6): 708–717
- Yamori W, Hikosaka K, Way DA (2014). Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosyn Res*, 119: 101–117
- Zhang LT, Zhang ZS, Gao HY, et al (2011). Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in *Rumex K-1* leaves. *Physiol Plant*, 143 (4): 396–407
- Zhu XG, De Sturler E, Long SP (2007). Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an evolutionary algorithm. *Plant Physiol*, 145 (2): 513–526
- Zhu XG, Long SP, Ort DR (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Ann Rev Plant Biol*, 61: 235–261
- Zhu XG, Ort DR, Whitmarsh J, et al (2004). The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies: a theoretical analysis. *J Exp Bot*, 55 (400): 1167–1175