

## 特约评述

DOI: 10.12211/2096-8280.2024-094

## 作物光合作用合成生物学的策略与展望

孙扬, 陈立超, 石艳云, 王珂, 吕丹丹, 徐秀美, 张立新

(河南大学生命科学学院, 省部共建作物逆境适应与改良国家重点实验室, 河南省合成生物与生物制造重点实验室, 河南开封 475004)

**摘要:** 光合作用是地球上几乎所有生命活动的能量和物质来源, 其效率直接影响作物的生长和产量。随着合成生物学的快速发展, 研究者们开始探索通过工程化手段, 从不同层次优化光合作用的基本环节, 包括光能利用、碳固定、光呼吸及光合逆境适应等。本文综述了近年来在提高光合作用效率方面的研究进展, 重点讨论了新型光能转化模型的构建、Rubisco的定向进化与活性改造、碳同化途径的优化、光呼吸支路的设计以及逆境高光效回路的构建等策略。通过合成生物学的手段, 可以显著提高植物的光合效率和抗逆能力, 实现生物量和作物产量的提升, 为应对全球粮食安全挑战提供新的解决方案。未来, 基于合成生物学的策略, 深入解析光合作用的分子机制, 结合人工智能等新兴技术, 将为光合作用的工程化改造提供更为有效的方法和途径, 实现作物光合作用效率的显著提升。

**关键词:** 光合作用效率; 合成生物学; 光合电子传递模型; Rubisco改造; 光呼吸支路; 光合逆境适应

中图分类号: Q81 文献标志码: A

## Strategies and prospects of synthetic biology in crop photosynthesis

SUN Yang, CHEN Lichao, SHI Yanyun, WANG Ke, LV Dandan, XU Xiumei, ZHANG Lixin

(State Key Laboratory of Crop Stress Adaptation and Improvement, Henan Key Laboratory of Synthetic Biology and Biomanufacturing, School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, Henan, China)

**Abstract:** Photosynthesis is the primary source of energy and materials for nearly all life activities on Earth, and its efficiency directly impacts crop growth and yield. With the rapid development of synthetic biology, researchers have begun to explore engineering approaches to optimize the fundamental processes of photosynthesis at various levels, including light energy utilization, carbon fixation, photorespiration, and stress adaptation. This review summarizes recent advances in improving photosynthetic efficiency, with a focus on the synthetic biological strategies that can be implemented in crops. To achieve efficient light absorption and electron transport, novel light energy conversion models have been developed, involving the engineering of light-harvesting antennae to minimize energy loss and the development of orthogonal electron transport chains to enhance quantum yield. Multi-level optimization strategies have

收稿日期: 2024-12-17 修回日期: 2025-03-12

基金项目: 国家重点研发计划“合成生物学”重点专项(2020YFA0907600, 2023YFA0914601); 河南省中原学者项目(234000510005)

引用本文: 孙扬, 陈立超, 石艳云, 王珂, 吕丹丹, 徐秀美, 张立新. 作物光合作用合成生物学的策略与展望[J]. 合成生物学, 2025, 6(5): 1025-1040

Citation: SUN Yang, CHEN Lichao, SHI Yanyun, WANG Ke, LV Dandan, XU Xiumei, ZHANG Lixin. Strategies and prospects of synthetic biology in crop photosynthesis[J]. Synthetic Biology Journal, 2025, 6(5): 1025-1040

been developed for carbon assimilation pathways, including directed evolution and activity modification of Rubisco, optimization of key enzymes in the Calvin-Benson-Bassham cycle, and the introduction of CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms into C<sub>3</sub> plants. Furthermore, novel photorespiratory bypasses have been engineered through synthetic biology approaches, which optimize glycolate metabolism to effectively reduce photorespiratory carbon loss while enhancing photosynthetic efficiency in crops. Additionally, various engineering strategies have been developed to optimize photosynthetic performance under adverse conditions, such as the enhancement of non-photochemical quenching components to tolerate high light and the application of stress-responsive elements to adapt to temperature fluctuations. By employing synthetic biology techniques, significant improvements in plant photosynthetic efficiency and stress resistance have been achieved. This has led to enhanced biomass and crop yields, thereby providing new solutions to address global food security challenges. In the future, strategies based on synthetic biology, combined with a deeper understanding of the molecular mechanisms of photosynthesis and emerging technologies like artificial intelligence, will offer more effective methods and pathways for the engineering of photosynthesis, resulting in a substantial enhancement of crop photosynthetic efficiency.



**Keywords:** photosynthetic efficiency; synthetic biology; photosynthetic electron transfer model; Rubisco engineering; photorespiratory bypass; photosynthetic stress adaptation

光合作用利用太阳能将二氧化碳 (CO<sub>2</sub>) 和水转化为有机物和氧气, 是地球上几乎一切生命活动的能量和物质来源。光合作用为地球生物的生长和繁衍提供碳源和能量, 是作物生物量和产量形成的基础, 提高光合效率是增加粮食产量的有

效手段<sup>[1-2]</sup>。光能的吸收、传递和转化是光合作用的起始阶段, 是提高光合效率的基础, 而将无机物 CO<sub>2</sub> 转化为有机物质通过光合作用碳反应阶段完成, 需要光反应提供能量和还原力。光合作用过程的各个步骤相互依赖、相互制约与调控, 提高

植物光合效率是一项系统工程，需要综合考虑各个环节对光合效率的影响<sup>[3]</sup>。

当前，随着基因组学、基因组编辑、大数据与人工智能、生物合成技术的快速发展，合成生物学作为一种全新的研究范式对当今生物学的基础研究以及育种应用等产生深刻影响<sup>[4]</sup>。合成生物学把工程学思想策略与现代生物学、系统科学及合成科学融合，形成了以采用标准化表征的生物学部件，在阐明并模拟生物合成的基本规律之上，通过人工设计并构建全新的、具有特定生理功能的生物系统，从而建立所需物质的生物制造新途径<sup>[5-6]</sup>。合成生物学从最初的微生物系统开始，已经发展到包括植物系统在内的真核生物中<sup>[7-10]</sup>。植物将光能最终以化学能储存在有机物中的效率仅为大约1%，光能转换效率还有很大的提升空间<sup>[11]</sup>。因此，合成生物学的兴起使得光合作用的合成生物学改造成为国内外新的研究热点，致力于优化设计、系统集成和提高效率，为光合作用的系统转化提供新的方法<sup>[4]</sup>。

为了实现光合效率优化以及作物增产的目标，科学家们利用合成生物学原理对光合作用高效利用光能，提高固碳效率，降低碳损耗，增强抗逆能力等多个过程进行了优化探索。合成生物学在提高光合作用效率方面的研究正朝着多学科融合的方向发展，通过创新的生物技术手段，有望为提高作物产量和应对全球粮食安全挑战提供新的解决方案。本文主要对近年来应用合成生物学策略提高光合作用效率的研究成果进行综述，并分析此领域未来的发展趋势。

## 1 高效利用光能——构建新型光能转化模型

在高等植物中，光合作用的光反应主要在叶绿体的类囊体膜上进行，将光能转化为化学能。光反应开始于光系统Ⅱ（photosystem Ⅱ，PSⅡ）捕获光能，导致水分子光解，产生氧气、质子和电子。高能电子通过一系列电子传递体，包括细胞色素 $b_6/f$ 复合体和铁硫蛋白，最终到达光系统Ⅰ（photosystem Ⅰ，PSⅠ）。电子传递过程中，质子

被运送到类囊体腔内形成质子动力势，驱动ATP合酶合成ATP，同时电子传递链的终端电子受体 $NADP^+$ 被还原为NADPH，ATP和NADPH为光合作用的碳反应提供所需的能量和还原力<sup>[1, 3]</sup>。类囊体膜上还包括光捕获复合物（light-harvesting complex, LHC），它们增强光能的吸收并将其传递给光系统反应中心。影响光能利用的关键因素包括光捕获复合物、光合色素及其吸收光谱、光合电子传递等。光合色素的吸收光谱决定了光能利用的范围，而光合电子传递效率直接影响ATP和NADPH的产生，进而影响光合作用效率<sup>[12]</sup>。通过合成生物学策略，可以工程化改造现有的光合系统和设计新型的光捕获装置以及电子传递模型，从而提高光能的利用效率（图1）。

### 1.1 光合色素与捕光系统的改造

光能捕获是光反应的起始，是决定光合作用效率的重要因素。光捕获复合物是一类与光系统紧密关联的膜蛋白复合物，通常包含叶绿素和类胡萝卜素等多种光合色素，这些色素分子能够高效地吸收不同波长的光并进行能量传递<sup>[15]</sup>。叶绿素作为主要的捕光色素，已发现叶绿素a、b、c、d、f等多种类型，其中在高等植物中通常只有叶绿素a和b，在一些藻类中还存在叶绿素c和d<sup>[14]</sup>。植物和光合细菌的捕光系统在吸收光谱和效率上存在差异。叶绿素f作为一种在蓝细菌中发现的新型叶绿素，具有独特的光谱特性，能够吸收远红光并增强能量传递，使得含有叶绿素f的蓝细菌能够在远红光丰富的环境中生长，扩展了光合作用的光谱范围<sup>[16-18]</sup>。基于合成生物学的手段，在高等植物中实现叶绿素f的合成、组装以及适配，从而拓宽光合系统吸收光谱的范围，或许是提高光能利用效率的有效手段。此外，在光合细菌中还有藻胆素和细菌叶绿素等，具有更宽更全面的吸收光谱<sup>[13, 19]</sup>。植物捕光利用的是光系统复合物的捕光天线，而蓝细菌等光合细菌使用的是藻胆体，后者比捕光天线具有更广泛的吸收波长。利用合成生物学可以将藻胆体的色素或整个藻胆体系统作为植物捕光天线的补充，增强光能的吸收效率，特别是植物群体中下部叶片的光能吸收<sup>[11, 19]</sup>。另

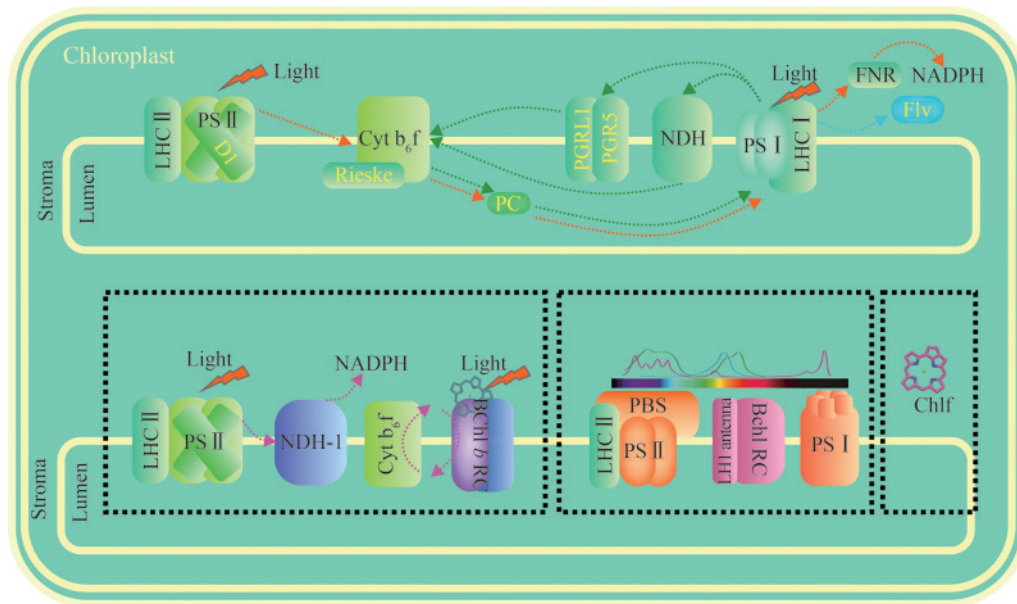


图1 光合电子传递的改造和新型光能转化模型的设计

[上部分为在现有光合膜系统上开展的电子传递的改造，黄色字体标注目前已开展实验改造的靶点蛋白，橙色虚线箭头和绿色虚线箭头分别标注线式电子传递路径和环式电子传递路径。下部分黑色虚线框内为目前设计（待实验验证）的新型光能转化模型/方案，从左至右依次为Ort等设计的新型光反应中心和电子传递模型<sup>[13]</sup>，Leister设计的新型捕光模型<sup>[11]</sup>，以及在高等植物光系统中引入叶绿素f的方案<sup>[14]</sup>，紫色虚线箭头标注可能的电子传递路径。]

Fig. 1 Engineering of photosynthetic electron transport and design of novel light-energy conversion models

[The upper section illustrates modifications of electron transport on the existing photosynthetic membrane system, with target proteins experimentally modified being highlighted in yellow. Linear and cyclic electron transport are indicated by orange and green dashed arrows, respectively. The lower section, enclosed within a black dashed box, depicts novel light energy conversion models/projects currently under design (awaiting experimental validation). From left to right, these include: (1) the new photosynthetic reaction center and electron transfer model designed by Ort *et al.*<sup>[13]</sup>, (2) the novel light-harvesting model proposed by Leister<sup>[11]</sup>, and (3) the introduction of chlorophyll f into the photosystems of higher plants<sup>[14]</sup>. Purple dashed arrows indicate potential electron transport pathways.]

一方面，通过降低捕光天线的大小或减少叶绿体中色素的含量，也可能提高光合作用效率<sup>[13, 20]</sup>。在农业应用中，光合色素与捕光系统的改造有助于农作物智慧冠层（smart canopy）的构建。智慧冠层是指通过优化植物的冠层结构，使其能够更好地适应高密度种植导致的光环境变化，从而提高光能利用效率和作物产量<sup>[21]</sup>。在智慧冠层构建中，改善叶夹角可以增加群体中下部冠层捕光能力<sup>[21]</sup>，而优化光合色素和捕光系统的组成和含量则可以进一步提高光能捕获与传递效率<sup>[13]</sup>。这些策略的综合运用将有助于显著提高农作物在大田种植下的光合能力和产量。

## 1.2 新型电子传递模型的构建

光合电子传递是光反应中的关键步骤，涉及多个复合物和电子传递体。高等植物具有多种光

合电子传递方式，包括光合线式电子传递、环式电子传递和水-水循环等。这些传递方式通过复杂的网络相互作用，共同维持植物在不同环境条件下的高效能量传递和转化<sup>[3]</sup>。合成生物学可以通过设计新型电子传递载体和组装新型高效光合能量传递线路模块，实现能量的高效传递。Ort等<sup>[13]</sup>提出利用合成生物学策略，可以在高等植物中设计全新的光合电子传递模式，利用紫光合细菌的类型2反应复合物替代高等植物的光系统I，与细胞色素b<sub>6</sub>f复合物组成环式电子传递通路，同时引入NDH复合物直接利用光系统II的电子合成NADPH，理论上可以提高ATP和NADPH的合成效率，从而提升光能转化效率。Leister认为，在通过合成生物学策略优化光反应的过程中，应在不同物种间进行天线系统与反应中心的交换组合与功能适配<sup>[1]</sup>，有望构建出具有宽光谱吸收特性的高效光合生物系统，从而显著提升光能转化效

率<sup>[11]</sup>。基于这些策略,近年来围绕光系统电子传递的改造开展了大量研究。Yamamoto等<sup>[22]</sup>通过引入小立碗藓(*Physcomitrium patens*)的类黄素铁蛋白(flavodiiron, Flv)构建了新型环式电子传递。Dann等<sup>[23]</sup>通过调节PGR5(proton gradient regulation 5)和PGRL1(proton gradient regulation-like 1)的表达或功能优化电子传递效率。此外,通过调节一些光合蛋白表达,如质体蓝素<sup>[24]</sup>、Rieske FeS蛋白<sup>[25-27]</sup>、D1蛋白<sup>[28]</sup>等,也可以提高光合电子传递速率。然而有研究表明,通过合成生物学模块直接替换光系统II核心蛋白也会导致光合效率的下降<sup>[29]</sup>。因此在高等植物中构建新型光合电子传递模型,应充分考虑长期进化过程中蛋白复合体各个组分之间存在精细的相互作用和协调,简单的元件替换不仅难以提升光合效率,甚至会产生负面影响。近年来,光合膜复合物结构生物学的研究不断取得新的进展<sup>[30-33]</sup>,这些复合物分子结构的解析为光合系统的合成生物学改造提供了重要的理论基础,对于在构建新型电子传递模型中进行各组分适配具有重要的指导意义。

## 2 提高固碳效率——多层次优化碳同化途径

光合碳固定又称卡尔文-本森-巴萨姆循环(Calvin-Benson-Bassham cycle, CBB循环),包括羧化、还原和再生三个阶段,由11个酶催化13步反应,利用光反应和电子传递产生的同化力,将大气中的CO<sub>2</sub>转化为有机物。在羧化阶段,核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)催化CO<sub>2</sub>与羧化底物核酮糖-1,5-二磷酸(ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)结合,形成一个不稳定的六碳中间体。这个中间体很快分解成2个3-磷酸甘油酸(3-phosphoglycerate, 3PGA)分子;在还原阶段,3PGA在ATP和NADPH的作用下,通过酶促反应被还原为甘油醛-3-磷酸(glyceraldehyde-3-phosphate, G3P);在羧化底物RuBP的再生阶段,部分G3P用于合成葡萄糖等有机物,而其余部分在多个酶促反应的催化下再生RuBP,确保了循环

的持续进行,使得系统能够持续固定CO<sub>2</sub><sup>[34]</sup>。目前研究表明影响Rubisco催化活性的因素除Rubisco本身的催化特性以外,还包括:①Rubisco附近的CO<sub>2</sub>浓度;②分子伴侣Rubisco激活酶(Rubisco activase, RCA)的活化作用<sup>[35-39]</sup>;③活性氧的氧化还原调节<sup>[40-41]</sup>;④包括光照、温度在内的环境因素等。以上因素可作为提升Rubisco固碳效率的潜在靶点或途径,开展基于合成生物学策略的工程化改造。除围绕Rubisco的优化以外,还可以对CBB循环的关键酶开展多基因协同的优化适配,从多个层次实现光合固碳的提升(图2)。

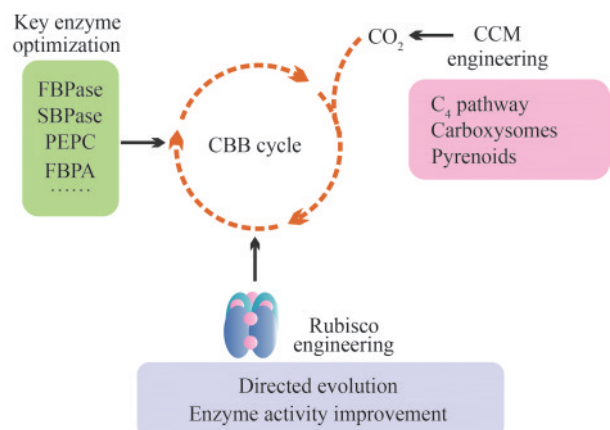


图2 多层次优化碳同化途径的策略与方法

Fig. 2 Strategies and technologies for multi-level optimization of carbon assimilation pathways

### 2.1 Rubisco的定向进化与活性改造

Rubisco催化CO<sub>2</sub>与RuBP的结合,存在于几乎所有的光合生物中<sup>[42-43]</sup>。这种普遍存在性使得Rubisco在生态系统中扮演着至关重要的角色,影响全球碳循环<sup>[44]</sup>。然而Rubisco是一个非常低效的酶,每秒只能固定大约2~5个CO<sub>2</sub>分子,这就需要在植物中产生大量的Rubisco<sup>[45]</sup>,使其被认为是丰度最高的可溶性蛋白<sup>[46-47]</sup>,在不同的C<sub>3</sub>植物中占可溶性叶蛋白的比例从25%到60%<sup>[48]</sup>。由于Rubisco的羧化效率较低,并且在进行羧化反应时氧气与二氧化碳竞争其活性位点,对Rubisco的定向进化研究成为改善其催化效率和底物选择性,从而提高碳同化效率的可靠策略之一。定向进化需要构建足够多样化的突变基因库,大肠杆菌(*Escherichia coli*)具有高效的转化效率,并能够

更直接地评估和筛选 Rubisco 的内在催化特性，因此被选作为 Rubisco 定向进化的筛选系统<sup>[49-50]</sup>。在早期研究中，Parikh 等<sup>[49]</sup>通过引入随机突变，构建了蓝细菌 *Synechococcus* PCC 6301 Rubisco 大亚基 (Rubisco large subunit, RbcL) 的突变库，并利用大肠杆菌作为宿主，通过代谢工程使其依赖 Rubisco 功能进行生长，通过催化活性筛选获得了 5 倍于野生型 Rubisco 酶活的超突变体。Durão 等<sup>[51]</sup>通过在大肠杆菌中进行的定向进化实验，揭示了分子伴侣对 Rubisco 进化的影响，并成功筛选出 RbcL 的 F140I 突变导致羧化效率显著提高了 3 倍。Cai 等<sup>[52]</sup>通过对蓝细菌 *Synechococcus* sp. PCC 7002 的 Rubisco 进行随机突变，并在大肠杆菌中共筛选了约 15000 个突变体，成功筛选出一个具有 Rubisco 小亚基 (Rubisco small subunit, RbcS) E49V 和 D82G 突变的 Rubisco 突变体，其羧化活性提高了 85%，对 CO<sub>2</sub> 的催化效率提高了 45%。此外，通过在大肠杆菌中对 *Methanococcoides burtonii* 的 Rubisco 进行定向进化研究，已经证实了 RbcL 的 E138V 和 K332E 突变能够显著提高 CO<sub>2</sub> 羧化速率和对 CO<sub>2</sub> 的结合特异性<sup>[53]</sup>。最近，Prywes 等<sup>[54]</sup>开发了一种基于大肠杆菌的高通量筛选方法，构建了一个包含超过 99% 单氨基酸突变的 Rubisco 突变库，并在不同二氧化碳浓度下评估了这些突变体的生长情况，从而推断出酶的催化速率和二氧化碳亲和力，系统地研究了 Rubisco 进行序列与功能的关系。该研究不仅增进了对 Rubisco 生化特性及其进化的理解，还为通过酶工程提高其效率提供了资源和理论基础。

此外，大肠杆菌作为合成生物学研究中常用的模式生物和底盘生物，在 Rubisco 的组装效率研究中同样发挥了重要作用。某些蓝细菌的 Rubisco 只需要大肠杆菌原生分子伴侣网络的辅助即可完成组装，不需要额外的分子伴侣，然而植物 Rubisco 的组装必须依赖多种分子伴侣和严格的组装步骤<sup>[55]</sup>。目前在构建含有全部 Rubisco 组装分子伴侣的大肠杆菌工程化研究中取得了突破，已经能够在大肠杆菌中表达并有效组装植物 Rubisco，这为更充分地探索植物 Rubisco 的结构以改进酶催化活性提供了前所未有的机会<sup>[55-57]</sup>。可以看到，Rubisco 的定向进化与活性改造在作物中具有广阔

的应用前景。随着机器学习和人工智能等技术的兴起和快速发展，基于大数据分析 Rubisco 的动力学参数并预测其关键酶活位点的研究，将有助于加速对其酶活的优化改造<sup>[58]</sup>。利用定向进化和基于高通量测序突变体库筛选系统，快速确定突变频率和组合，加速发现有益突变的过程<sup>[59]</sup>，并通过基因编辑技术对筛选到的突变在作物中实现精确改造。另外，在通过定向进化改造酶活的同时，进一步提高 Rubisco 的组装效率，将有助于全面提升 Rubisco 的固碳效率。然而，优化后的 Rubisco 能否与其他光合作用相关组分或代谢途径进行有效适配，并在实际农业生产中发挥预期效果，仍需在后续的实践中逐步探索。

## 2.2 碳固定关键酶的优化适配

除 Rubisco 以外，碳同化过程中其他关键酶也对光合碳固定效率起到关键的调控作用。景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶 (sedoheptulose 1,7-bisphosphatase, SBPase)、核酮糖-5-磷酸激酶 (ribulose-5-P-kinase, PRK)、1,6-二磷酸果糖酶 (fructose-1,6-bisphosphatase, FBPase) 等被认为是影响 CBB 循环的关键酶<sup>[60]</sup>。SBPase 是光合作用中的限速酶，其主要功能是催化景天庚酮糖-1,7-二磷酸的去磷酸化反应，并进一步再生 RuBP<sup>[61-63]</sup>，与光合作用效率、作物产量和对环境胁迫的响应密切相关。研究表明 SBPase 基因的表达和功能直接影响植物的光合效率和生长表现<sup>[64]</sup>。PRK 可催化核酮糖-5-磷酸 (ribulose-5-phosphate, Ru5P) 磷酸化为 RuBP，并与 ATP 的水解偶联，其活性受叶绿体的氧化还原状态以及铁氧还蛋白-硫氧还蛋白系统的调控<sup>[65-67]</sup>。因此，在深入理解碳固定关键酶的动力学和生理功能的基础上，进行碳固定途径的优化适配，是提高光合碳同化的有效策略。

自然界 CBB 循环相关酶的分配并非最优，如果同时提高 Rubisco、果糖 1,6-二磷酸醛缩酶 (fructose-1,6-bisphosphate aldolase, FBPA)、SBPase 和 ADP-葡萄糖焦磷酸化酶 (ADP-glucose pyrophosphorylase, ADPGPP) 至合适的浓度，CO<sub>2</sub> 的同化速率显著提升<sup>[68]</sup>。光合碳同化的多基因表达可以提高作物产量。例如，SBPase 和 FBPA 同时过表达增强了转基因烟草的光合效率和产量，甘氨酸脱羧酶 H 蛋白

(glycine decarboxylase complex H-protein, GDC-H) 与 SBPase 和 FBPA 的共表达对拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的叶面积和生物量产生积极影响<sup>[69-70]</sup>。在某些条件下, 提高 SBPase 表达水平或增加其活性可以提高植物光合效率, 提升蔗糖和淀粉积累, 进而增加生物量和产量, 甚至伴随着环境耐受力的提升<sup>[63, 71-72]</sup>。然而, 碳固定关键酶的优化适配仍需进一步研究。有观点提出过度表达 CBB 中的酶有时对光合作用产生负面影响, 这是因为不同亚循环的酶活性需要平衡, 以实现更高的 CBB 效率<sup>[73]</sup>。借助合成生物学的多元件表达调控体系, 可以对碳固定关键酶进行高效的重组适配测试, 有助于构建更优的固碳分子调控网络。

### 2.3 二氧化碳浓缩的合成生物学策略

较高的 CO<sub>2</sub> 浓度可以促进光合固碳效率, 增加碳水化合物合成<sup>[3]</sup>。然而由于 Rubisco 活性位点无法严格区分 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub>, 使 Rubisco 不可避免地固定 O<sub>2</sub> 从而导致能量和碳损失 (光呼吸过程)。Rubisco 催化的羧化和氧合反应的比率取决于 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 在 Rubisco 附近的浓度<sup>[74]</sup>。为了提高光合作用效率并适应不同环境条件, 生物进化出 CO<sub>2</sub> 浓缩机制 (CO<sub>2</sub> concentrating mechanism, CCM), 将 CO<sub>2</sub> 高效地富集在 Rubisco 附近, 从而提高羧化效率。C<sub>4</sub> 途径是特定植物 (如玉米、甘蔗) 中发现的更高效的碳固定机制, 其第一步是在叶肉细胞中通过磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 (phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC) 将 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 固定到磷酸烯醇式丙酮酸 (phosphoenolpyruvate, PEP) 上, 形成四碳化合物, 如草酰乙酸 (oxaloacetate, OAA)。四碳化合物随后转移到维管束鞘细胞中, 预固定的碳被释放出来, 供 Rubisco 进行最终的 CO<sub>2</sub> 固定。此过程使得维管束鞘细胞中的 CO<sub>2</sub> 浓度大约是正常空气的 10 倍, 大大减少光呼吸作用, 从而降低碳损耗<sup>[75]</sup>, 因此 C<sub>4</sub> 植物具有更高的光合效率<sup>[76]</sup>。羧酶体 (carboxysome) 是蓝细菌和某些蛋白细菌中的一种多聚体蛋白质结构, 具有 CO<sub>2</sub> 浓缩和固定的功能, 同时内部包含大量的 Rubisco<sup>[77]</sup>。羧酶体的外壳结构通过允许 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 进入并通过碳酸酐酶 (carbonic anhydrase, CA) 将其转化为 CO<sub>2</sub>, 从而

在羧酶体内形成高浓度的 CO<sub>2</sub> 环境, 显著提高了 Rubisco 的羧化效率, 并减少了光呼吸的发生<sup>[78]</sup>。这种机制使得羧酶体在蓝藻和某些细菌中成为一种高效的光合作用微室结构。此外, 蛋白核 (pyrenoids) 存在于大多数真核微藻如绿藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 和某些陆生植物的叶绿体基质中, 是一种 Rubisco 的蛋白聚集体, 通常被一层淀粉鞘包围并与类囊体膜相关联, 并通过类囊体膜中的 CA 将 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 转化为 CO<sub>2</sub>, 从而为 Rubisco 提供高浓度的 CO<sub>2</sub><sup>[78-79]</sup>。由此可见, 显著提高 Rubisco 附近的 CO<sub>2</sub> 浓度是生物体内提高 Rubisco 羧化效率进而提升碳固定的重要机制。鉴于 C<sub>3</sub> 植物缺乏 CCM, 有人提出引入 CCM 提高 C<sub>3</sub> 植物光合效率。这主要通过两种方式实现: 一是引入蓝细菌和绿藻的生物物理 CCM<sup>[78-80]</sup>; 二是引入 C<sub>4</sub> 植物的解剖花环结构和代谢途径<sup>[81-82]</sup>。Long 等<sup>[77]</sup> 尝试了在高等植物中构建羧酶体, 该研究通过用蓝细菌 Form-1A Rubisco 大小亚基基因取代烟草内源性 Rubisco 大亚基基因, 并同时引入两个关键的羧酶体结构蛋白基因, 成功在烟草叶绿体内产生了简化的羧酶体, 封装了 Rubisco, 并在高 CO<sub>2</sub> 浓度下实现自养生长。然而在 C<sub>3</sub> 植物中引入完整的羧酶体 CCM, 除了构建功能性的羧酶体外, 还需要依赖能够将 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 运输到叶绿体基质中的转运蛋白<sup>[77]</sup>。最近的研究成功将 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 转运蛋白定位到叶绿体内膜上, 同时消除了叶绿体基质中 CA 的活性, 进而在烟草叶绿体中构建出了较为完整的羧酶体 CCM<sup>[83]</sup>。同时, 将蛋白核引入高等植物的研究也被认为是一种可行的策略<sup>[78, 84]</sup>。有研究通过模型计算, 深入探究了藻类中蛋白核 CCM 的运行原理, 并提出了将其工程化到 C<sub>3</sub> 作物中以提高光合效率和产量的可行路径<sup>[85]</sup>。Atkinson 等<sup>[86]</sup> 成功将绿藻中的 Rubisco 和形成蛋白核的关键组分 (essential pyrenoid component 1, EPYC1) 引入拟南芥, 并观察到 Rubisco 在叶绿体中形成凝聚体。这为将蛋白核 CCM 引入 C<sub>3</sub> 作物提供了初步证据, 然而这些类似蛋白核的凝聚体是否能够有效提高 C<sub>3</sub> 植物的光合作用效率仍需进一步验证<sup>[79, 84]</sup>。

在 C<sub>3</sub> 植物中改造出更高效 C<sub>4</sub> 光合作用是一个系统化工程, 面临很多困难和挑战, 包括改造植物组织解剖结构, 建立维管束鞘形态, 以及确

保细胞类型特异性酶的正确表达<sup>[82]</sup>。尽管困难重重,但在C<sub>3</sub>植物实现C<sub>4</sub>光合代谢似乎是一个可行的目标<sup>[75]</sup>。一些研究团队已经成功地将玉米的C<sub>4</sub>型PEPC基因导入水稻(*Oryza sativa*)中,使转基因水稻表现出较高的PEPC活性和光合效率,并展现出一些C<sub>4</sub>特性,如光能转换效率提高、耐光氧化能力增强<sup>[87]</sup>。研究人员将编码玉米CA、PEPC、NADP-苹果酸脱氢酶(NADP-malate dehydrogenase, MDH)、丙酮酸正磷酸二激酶(pyruvate, phosphate dikinase, PPK)和NADP-苹果酸酶(NADP-malate dehydrogenase, NADP-ME)的基因转化到水稻中,发现PEPC的表达量增加了10倍,表明通过提高碳代谢相关酶的表达水平,有望在水稻中实现功能性C<sub>4</sub>途径<sup>[88]</sup>。最新的研究创建了C<sub>3</sub>植物水稻和C<sub>4</sub>植物高粱(*Sorghum bicolor*)叶片中光合作用基因开启和关闭的全面图谱,发现在C<sub>4</sub>植物中,光合作用基因获得了能够特定结合于鞘细胞的DOF转录因子的顺式调控元件,从基因表达调控层面为在水稻中实现更高效的C<sub>4</sub>光合作用提供了理论基础<sup>[89]</sup>。尽管这些研究为实现作物高光合作用效率进行了重要的尝试,但仍有许多工作需要完成,包括优化水稻的生化和解剖特征以实现C<sub>4</sub>光合作用,探索是否需要在叶肉细胞中抑制Rubisco基因的表达,以及是否需要工程化转运蛋白以加速代谢物分子在叶肉细胞和鞘细胞之间的主动运输等<sup>[90]</sup>。

### 3 降低碳损耗——创制新型光呼吸支路

在CBB循环中,Rubisco酶通过羧化反应固定CO<sub>2</sub>。但Rubisco并不完全专一于CO<sub>2</sub>,其也可以结合O<sub>2</sub>进行加氧反应,从而产生2-磷酸甘油酸(2-phosphoglycerate, 2PG),2PG的过量积累会抑制CBB循环甚至随后的光合电子传递<sup>[91]</sup>。在植物中,光呼吸途径通过一系列复杂的反应将2PG转化为3PGA,这些反应涉及多个关键酶和细胞器(叶绿体、过氧化物酶体和线粒体)的协同工作。光呼吸途径可以清除2PG从而保护光合系统免受损害<sup>[91]</sup>。而另一方面,光呼吸导致CO<sub>2</sub>的释放,这在一定程度上降低了光合作用的效率。光呼吸途径的优化可以提高植物对环境变化的适应性,提

高作物产量。例如C<sub>4</sub>途径增强了CO<sub>2</sub>固定并减少了2PG合成,从而减少光呼吸过程中CO<sub>2</sub>的损失,提高了光合作用效率。因此,光呼吸不仅是光合作用的一个副产品,而且是植物代谢的一个重要组成部分,对植物的生长和生产力有着深远的影响。通过深入理解光呼吸的分子机制和调控网络,可以开发出提高作物光合作用效率和产量的新策略。

通过合成生物学的策略,可以设计并构建新型的光呼吸途径,旨在减少或消除光呼吸过程中的能量和碳损失。此外在高温和干旱等环境条件下,光呼吸会增加,影响作物生长。通过构建光呼吸支路,可以提高作物在不利环境条件下的生长和生存能力。目前已经开发出多种光呼吸支路途径。South等<sup>[92]</sup>设计并测试了多种不同的乙醇酸代谢途径来替代传统的光呼吸途径。烟草田间测试表明,无论是否抑制甘油酸转运,这些新型途径均能显著提高光合效率和生物量。其中,在抑制甘油酸转运的条件下,使用苹果酸合成酶和乙醛酸脱氢酶的代谢途径使生物量的提升幅度最高可达40%。另一项研究工作将海洋蛋白细菌中的乙醇酸同化途径——β-羟基天冬氨酸循环(β-hydroxyaspartate cycle, BHAC)引入到拟南芥的过氧化物酶体中。这一途径能够将植物光呼吸中的甘氨酸转化为OAA,创建了一个独立于3PGA再生的光呼吸支路。这种方法以高效的方式保存了碳、氮和能量<sup>[93]</sup>。

目前在水稻中也建立了多个光呼吸支路(图3),其中GOC支路通过3个源自水稻的酶(甘油酸氧化、草酸氧化酶和过氧化氢酶)将甘油酸完全氧化成CO<sub>2</sub>,植株在温室和田间条件下具有更高的光合作用效率、生物量产量和氮含量<sup>[94]</sup>。GCGT支路由水稻甘油酸氧化酶和大肠杆菌的过氧化氢酶、乙醛酸羧化酶和琥珀酰丙酮酸还原酶组成,可以将75%的碳从甘油酸代谢重新定向到CBB循环<sup>[95]</sup>。上述两个支路均通过将光呼吸中间产物直接在叶绿体内转化为CO<sub>2</sub>,从而增加叶绿体的CO<sub>2</sub>浓度,旨在提高Rubisco的羧化效率,达到抑制光呼吸并提高碳固定的效果。在另一种水稻的光呼吸支路GMA中,通过在水稻叶绿体中引入3个植物源酶:水稻甘油酸氧化酶、南瓜(*Cucurbita maxima*)苹果酸合成酶和水稻抗坏血

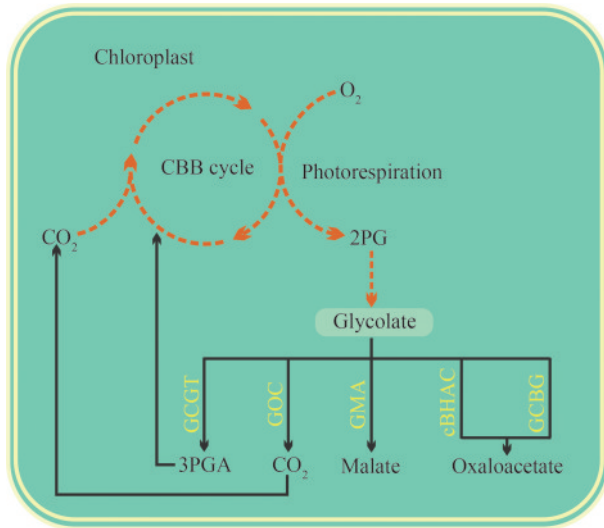


图3 目前已在水稻中构建的光呼吸支路

[在水稻中构建的光呼吸支路（黄色字体）将甘油酸（glycolate）直接在叶绿体内代谢（黑色直线箭头），旨在减少光呼吸（photorespiration）导致的碳损耗，有助于提升CBB循环（CBB cycle）的固碳效率]

**Fig. 3** Current photorespiratory bypasses constructed in rice. [The photorespiratory bypasses engineered in rice (highlighted in yellow) directly metabolize glycolate within chloroplasts (indicated by black solid arrows), aiming to reduce carbon loss associated with photorespiration and thereby enhance the carbon fixation efficiency of the CBB cycle.]

酸过氧化物酶，直接将甘油酸在叶绿体内代谢<sup>[96]</sup>。最近，Chen等<sup>[97]</sup>构建了2种新型的光呼吸支路，其中cBHAC支路将BHAC直接靶向水稻叶绿体，使水稻在自然生长条件下氨基酸和糖类的合成增加，光合效率、生物量和产量均显著提高；GCBG支路引入了4个分别来自不同物种的甘油酸脱氢酶、 $\beta$ -羟基天冬氨酸脱氢酶、 $\beta$ -羟基天冬氨酸醛缩酶以及草酰乙酸:谷氨酸转氨酶，将光呼吸产生的甘油酸直接在叶绿体内代谢为OAA，转GCBG水稻在自然生长条件下生物量和产量均显著提高，并且在氮限制条件下表现出更好的氮吸收能力，减少了氮损失。

新型光呼吸支路通过优化甘油酸代谢途径，成功提高了作物的光合效率、生物量和产量，并增强了作物在不利环境条件下的生长能力和碳氮循环，展现了合成生物学策略在提升作物光合作用方面的广阔前景。未来，更多的研究可以通过合成生物学的方法实现自然界中不存在的CO<sub>2</sub>固定途径，以突破自然光合作用的局限<sup>[98]</sup>。Tatrynyl-

CoA途径作为一种全新的光呼吸替代途径，在体外可以实现甘油酸的高效转化。通过定向进化的策略，将关键酶甘油酸辅酶A羧化酶工程化改造，显著提高了羧化效率和固碳效率<sup>[99]</sup>。尽管Tatrynyl-CoA途径目前仅在体外实现，但这种基于合成生物学策略构建的新型固碳途径在植物中的应用前景十分广阔<sup>[98]</sup>。值得注意的是，在作物中引入新型光呼吸支路时，应充分考虑光呼吸支路与自然光呼吸途径的平衡，以实现有助于提高产量的重组适配。

#### 4 增强抗逆能力——设计逆境高光效回路

不利的环境条件和胁迫因素会显著降低植物的光合作用效率，进而导致作物产量下降<sup>[100]</sup>。逆境胁迫对植物光合作用机制造成严重损害，尤其是叶绿体作为光合作用光反应和暗反应的主要场所，对高光、波动光、紫外线辐射、重金属毒性、营养缺乏或毒性、低氧或缺氧等非生物胁迫高度敏感<sup>[101-109]</sup>。此外，非生物胁迫还对PS I和PS II、电子传递链以及叶绿素生物合成产生负面影响<sup>[110-112]</sup>。非生物胁迫会导致活性氧的产生，而捕光复合物吸收过量光能也会产生ROS，这些ROS可破坏光合机构，改变光合氧化还原状态并导致光系统II修复的失衡，从而导致光抑制<sup>[113]</sup>。除此之外，在碳固定过程中，非生物胁迫会降低气孔导度，削弱Rubisco的羧化活性，进而导致碳固定效率的下降<sup>[114-116]</sup>。

植物已进化出多种保护机制以适应不利环境条件，这些机制主要涉及光合电子传递、叶黄素循环和光呼吸途径等<sup>[117]</sup>。当植物通过捕光天线吸收的光能超过其利用能力时，过剩光能需以热和叶绿素荧光的形式耗散，否则将导致光合器官的破坏，其中过量光能以热的形式耗散，称为非光化学猝灭（non-photochemical quenching, NPQ）<sup>[118]</sup>。NPQ是一种主要的光保护反应，它通过激活热耗散通道降低PS II中叶绿素激发态（Chl\*）的浓度<sup>[119]</sup>。通过NPQ耗散的能量占植物固碳能量的7.5%~30%<sup>[3, 120]</sup>，降低NPQ等热耗散可以显著提

高光合作用的光能利用效率。光呼吸可以消耗过量的NADPH,减轻PS I受体侧的过度积累,防止光合电子链的过度还原<sup>[121]</sup>。例如,在高山草本植物冰川毛茛(*Ranunculus glacialis*)中,当光呼吸被阻断时,由于质体末端氧化酶(plastid terminal oxidase, PTOX)的含量较高,过量的电子被转移到氧气分子。PTOX具有将电子从质体醌直接转移到氧的能力,避免了质体醌库的还原,从而保护叶绿体免于过度还原<sup>[122]</sup>。此外,PTOX还能在冷、热或强光胁迫下维持质体醌醇库的氧化,减轻PS II的光抑制。

研究表明,在植物中过表达NPQ诱导的关键组分(PsbS和玉米黄素循环系统),烟草和大豆在变化光强下生物质的合成量分别提升了约15%和33%<sup>[123-124]</sup>。通过增强水稻光呼吸代谢的关键酶乙醇酸氧化酶的活性,可以改善高光和高温条件下水稻的光合作用和生长状态<sup>[125]</sup>。研究发现,将叶绿体基因组编码的D1蛋白基因与热诱导开关结合,并整合到细胞核基因组,可以显著提高拟南芥、水稻及烟草的耐热能力,促进植物生长和PS II修复,提高生物质积累和作物产量,相关转基因水稻的大田产量提高20%<sup>[28]</sup>。高温会抑制Rubisco活化酶RCA的活性,导致Rubisco积累在非活性状态,进而影响光合作用。通过引入耐热型RCA,可以显著提高作物在高温环境下的光合作用效率和整体生长表现,从而提高作物的生物量和产量<sup>[126]</sup>。Leister<sup>[127]</sup>提出利用合成生物学策略重新设计对光敏感的复合物亚基,或者打造一个无需组装的单亚基蛋白体,并装配上人工合成的新型色素,以实现不同光环境下持续的光能捕获和转化。

基于已知的光合作用关键元件,利用合成生物学为作物重新设计基因线路和表达调控开关、打造更优化的系统性抗逆模块可能是在全球气候变化的背景下提高作物光能利用效率和粮食产量的有效途径,对于农业生产的可持续发展具有重要意义。目前,实现逆境高光效的合成生物学手段仍需进一步探索。在解析逆境胁迫对光合作用的影响机制的基础上,结合合成生物学手段包括抗高光关键元件的适配重组,受逆境调控的高光效回路设计,实现逆境下光系统高效修复、光反应和碳固定的增强。

## 5 展 望

基于合成生物学的策略和手段,我们可以对光合作用基本过程的各个环节进行优化改造和从头设计,旨在显著提高光合作用效率。大量研究围绕光合作用的光能利用提升、碳固定优化、光呼吸改造、光合抗逆适应等方面进行了积极的探索和尝试,并取得了令人瞩目的进展,展现出合成生物学在提高光合作用效率方面的巨大潜力<sup>[128-130]</sup>。然而目前,光合作用的合成生物学改造仍存在一些问题和限制有待进一步解决。例如在光系统复合物的改造中,对单个亚基的替换或突变可能破坏复合体的稳定性和功能,导致光合作用效率下降<sup>[1, 11]</sup>,因此在合成生物学设计时,应对各光系统元件开展组合测试和标准化分析,在不断优化中提升光系统复合物的光能利用效率。在进行碳固定关键酶的优化重组时,可能会扰乱原有的代谢网络<sup>[73]</sup>,应当在适配过程中对引入的酶进行表达水平和动力学特征分析,避免破坏正常代谢功能。引入光呼吸支路可以有效减少碳损耗,提升作物的光合效率和产量,然而一些情况下会导致结实率下降<sup>[94-95, 131]</sup>,因此应当充分考虑光呼吸在光合固碳和代谢中的生理意义<sup>[91]</sup>,进一步优化光呼吸支路,实现更好的功能适配。尽管C<sub>3</sub>作物的C<sub>4</sub>工程化取得了诸多进展<sup>[90, 132]</sup>,然而在C<sub>3</sub>作物中完全实现C<sub>4</sub>高光效还需进行更多的探索。总之,在提升光合作用的工程化改造过程中,应当在充分理解光合作用基本原理的基础上,深度融合合成生物学的思想和策略,以显著提升光合效率为目标,构建标准化、智能化的人工高效光合系统。

未来,光合作用合成生物学可以在多个方面进一步深入探索:①在提升光能利用效率方面,构建新型捕光系统以及优化电子传递线路,并进一步将光能捕获和电子传递偶联,作为整体进行优化整合,实现高效吸能、高效传能的全面提升。②在Rubisco的改造中,借助新兴的人工智能和机器学习策略,高效挖掘调控Rubisco组装和酶活的关键位点,预测酶催化特性,提高改造效率,从而加速Rubisco的定向进化。③深入解析C<sub>3</sub>向C<sub>4</sub>光合进化的遗传调控机制,利用合成生物学强大的

从头设计和优化能力,在C<sub>3</sub>植物中实现高效碳浓缩和碳固定的工程化改造。④进一步阐明光呼吸等碳代谢途径的调控机制和生物学意义,设计构建碳高效利用、CO<sub>2</sub>高效回收和再利用的新型碳回路,实现高效碳代谢。⑤解析高光等逆境下光系统功能维持与修复的分子调控机制,挖掘关键光保护元件,设计逆境响应的标准化模块并进行整体组装,构建具有稳健抗逆的自适应遗传回路,实现逆境下光合功能高效运行。

### 参 考 文 献

- [1] LEISTER D. Genetic engineering, synthetic biology and the light reactions of photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(3): 778-793.
- [2] LONG S P, AINSWORTH E A, LEAKEY A D B, et al. Global food insecurity. Treatment of major food crops with elevated carbon dioxide or ozone under large-scale fully open-air conditions suggests recent models may have overestimated future yields[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2005, 360(1463): 2011-2020.
- [3] 张立新, 卢从明, 彭连伟, 等. 利用合成生物学原理提高光合作用效率的研究进展[J]. *生物工程学报*, 2017, 33(3): 486-493.
- ZHANG L X, LU C M, PENG L W, et al. Progress in improving photosynthetic efficiency by synthetic biology[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2017, 33(3): 486-493.
- [4] 朱新广, 熊燕, 阮梅花, 等. 光合作用合成生物学研究现状及未来发展策略[J]. *中国科学院院刊*, 2018, 33(11): 1239-1248.
- ZHU X G, XIONG Y, RUAN M H, et al. Research status and future development strategies of synthetic biology in photosynthesis[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33(11): 1239-1248.
- [5] DRUBIN D A, WAY J C, SILVER P A. Designing biological systems[J]. *Genes & Development*, 2007, 21(3): 242-254.
- [6] ZHAO Y, COELHO C, HUGHES A L, et al. Debugging and consolidating multiple synthetic chromosomes reveals combinatorial genetic interactions[J]. *Cell*, 2023, 186(24): 5220-5236.e16.
- [7] SCHINDLER D, WALKER R S K, JIANG S Y, et al. Design, construction, and functional characterization of a tRNA neochromosome in yeast[J]. *Cell*, 2023, 186(24): 5237-5253.e22.
- [8] ZHANG W M, LAZAR-STEFANITA L, YAMASHITA H, et al. Manipulating the 3D organization of the largest synthetic yeast chromosome[J]. *Molecular Cell*, 2023, 83(23): 4424-4437.e5.
- [9] HANANIA U, ARIEL T, TEKOAH Y, et al. Establishment of a tobacco BY2 cell line devoid of plant-specific xylose and fucose as a platform for the production of biotherapeutic proteins[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(9): 1120-1129.
- [10] ČERMÁK T, CURTIN S J, GIL-HUMANES J, et al. A multipurpose toolkit to enable advanced genome engineering in plants[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(6): 1196-1217.
- [11] LEISTER D. Enhancing the light reactions of photosynthesis: strategies, controversies, and perspectives[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(1): 4-22.
- [12] BAG P, CHUKHUTSINA V, ZHANG Z S, et al. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots pine[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 6388.
- [13] ORT D R, MERCHANT S S, ALRIC J, et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(28): 8529-8536.
- [14] CHEN M, BLANKENSHIP R E. Expanding the solar spectrum used by photosynthesis[J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(8): 427-431.
- [15] ROCHAIX J D. Regulation and dynamics of the light-harvesting system[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 287-309.
- [16] NÜRNBERG D J, MORTON J, SANTABARBARA S, et al. Photochemistry beyond the red limit in chlorophyll f-containing photosystems[J]. *Science*, 2018, 360(6394): 1210-1213.
- [17] CHEN M, SCHLIEP M, WILLOWS R D, et al. A red-shifted chlorophyll[J]. *Science*, 2010, 329(5997): 1318-1319.
- [18] KATO K, SHINODA T, NAGAO R, et al. Structural basis for the adaptation and function of chlorophyll f in photosystem I[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 238.
- [19] BLANKENSHIP R E, TIEDE D M, BARBER J, et al. Comparing photosynthetic and photovoltaic efficiencies and recognizing the potential for improvement[J]. *Science*, 2011, 332(6031): 805-809.
- [20] ORT D R, ZHU X G, MELIS A. Optimizing antenna size to maximize photosynthetic efficiency[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(1): 79-85.
- [21] TIAN J G, WANG C L, CHEN F Y, et al. Maize smart-canopy architecture enhances yield at high densities[J]. *Nature*, 2024, 632(8025): 576-584.

- [22] YAMAMOTO H, TAKAHASHI S, BADGER M R, et al. Artificial remodelling of alternative electron flow by flavodiiron proteins in *Arabidopsis*[J]. *Nature Plants*, 2016, 2: 16012.
- [23] DANN M, LEISTER D. Evidence that cyanobacterial Sll1217 functions analogously to PGRL1 in enhancing PGR5-dependent cyclic electron flow[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5299.
- [24] PESARESI P, SCHARFENBERG M, WEIGEL M, et al. Mutants, overexpressors, and interactors of *Arabidopsis* plastocyanin isoforms: revised roles of plastocyanin in photosynthetic electron flow and thylakoid redox state[J]. *Molecular Plant*, 2009, 2(2): 236-248.
- [25] SIMKIN A J, MCAUSLAND L, LAWSON T, et al. Overexpression of the RieskeFeS protein increases electron transport rates and biomass yield[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(1): 134-145.
- [26] ERMAKOVA M, LOPEZ-CALCAGNO P E, RAINES C A, et al. Overexpression of the Rieske FeS protein of the cytochrome b6f complex increases C<sub>4</sub> photosynthesis in *Setaria viridis*[J]. *Communications Biology*, 2019, 2: 314.
- [27] HEYNO E, ERMAKOVA M, LOPEZ-CALCAGNO P E, et al. Rieske FeS overexpression in tobacco provides increased abundance and activity of cytochrome b6f[J]. *Physiologia Plantarum*, 2022, 174(6): e13803.
- [28] CHEN J H, CHEN S T, HE N Y, et al. Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem II increases photosynthetic efficiency and crop yield[J]. *Nature Plants*, 2020, 6(5): 570-580.
- [29] GIMPEL J A, NOUR-ELDIN H H, SCRANTON M A, et al. Refactoring the six-gene photosystem II core in the chloroplast of the green algae *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *ACS Synthetic Biology*, 2016, 5(7): 589-596.
- [30] SHEN L L, TANG K L, WANG W D, et al. Architecture of the chloroplast PS I -NDH super complex in *Hordeum vulgare*[J]. *Nature*, 2022, 601(7894): 649-654.
- [31] WU J H, CHEN S, WANG C, et al. Regulatory dynamics of the higher-plant PS I -LHC I super complex during state transitions[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(12): 1937-1950.
- [32] IWAI M, TAKIZAWA K, TOKUTSU R, et al. Isolation of the elusive super complex that drives cyclic electron flow in photosynthesis[J]. *Nature*, 2010, 464(7292): 1210-1213.
- [33] SHAN J Y, NIEDZWIEDZKI D M, TOMAR R S, et al. Architecture and functional regulation of a plant PS II -LHC II mega complex[J]. *Science Advances*, 2024, 10(50): eadq9967.
- [34] STIRBET A, LAZÁR D, GUO Y, et al. Photosynthesis: basics, history and modelling[J]. *Annals of Botany*, 2020, 126(4): 511-537.
- [35] PORTIS A R JR. Rubisco activase-Rubisco's catalytic chaperone[J]. *Photosynthesis Research*, 2003, 75(1): 11-27.
- [36] SHARKEY T D, BADGER M R, VON CAEMMERER S, et al. Increased heat sensitivity of photosynthesis in tobacco plants with reduced Rubisco activase[J]. *Photosynthesis Research*, 2001, 67(1-2): 147-156.
- [37] WAHEEDA K, KITCHEL H, WANG Q, et al. Molecular mechanism of Rubisco activase: dynamic assembly and Rubisco remodeling[J]. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 2023, 10: 1125922.
- [38] QU Y C, SAKODA K, FUKAYAMA H, et al. Overexpression of both Rubisco and Rubisco activase rescues rice photosynthesis and biomass under heat stress[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(7): 2308-2320.
- [39] BHAT J Y, THIEULIN-PARDO G, HARTL F U, et al. Rubisco activases: AAA+ chaperones adapted to enzyme repair[J]. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 2017, 4: 20.
- [40] MORENO J, GARCÍA-MURRIA M J, MARÍN-NAVARRO J. Redox modulation of Rubisco conformation and activity through its cysteine residues[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(7): 1605-1614.
- [41] SUDHANI H P K, MORENO J. Control of the ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity by the chloroplastic glutathione pool[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2015, 567: 30-34.
- [42] CARMO-SILVA E, SHARWOOD R E. Rubisco and its regulation: major advances to improve carbon assimilation and productivity[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(2): 507-509.
- [43] BAR-ON Y M, MILO R. The global mass and average rate of Rubisco[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(10): 4738-4743.
- [44] JENSEN R G. Activation of Rubisco regulates photosynthesis at high temperature and CO<sub>2</sub>[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(24): 12937-12938.
- [45] BRACHER A, WHITNEY S M, HARTL F U, et al. Biogenesis and metabolic maintenance of Rubisco[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2017, 68: 29-60.
- [46] SPREITZER R J, SALVUCCI M E. Rubisco: structure, regulatory interactions, and possibilities for a better enzyme[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53: 449-475.
- [47] ELLIS R J. The most abundant protein in the world[J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 1979, 4(11): 241-244.
- [48] KU M S B, SCHMITT M R, EDWARDS G E. Quantitative determination of RuBP carboxylase-oxygenase protein in

- leaves of several C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1979, 30(1): 89-98.
- [49] PARIKH M R, GREENE D N, WOODS K K, et al. Directed evolution of RuBisCO hypermorphs through genetic selection in engineered *E. coli*[J]. *Protein Engineering, Design & Selection*, 2006, 19(3): 113-119.
- [50] MUELLER-CAJAR O, MORELL M, WHITNEY S M. Directed evolution of rubisco in *Escherichia coli* reveals a specificity-determining hydrogen bond in the form II enzyme [J]. *Biochemistry*, 2007, 46(49): 14067-14074.
- [51] DURÃO P, AIGNER H, NAGY P, et al. Opposing effects of folding and assembly chaperones on evolvability of Rubisco [J]. *Nature Chemical Biology*, 2015, 11(2): 148-155.
- [52] CAI Z, LIU G X, ZHANG J L, et al. Development of an activity-directed selection system enabled significant improvement of the carboxylation efficiency of Rubisco[J]. *Protein & Cell*, 2014, 5(7): 552-562.
- [53] WILSON R H, ALONSO H, WHITNEY S M. Evolving *Methanococcoides burtonii* archaeal Rubisco for improved photosynthesis and plant growth[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 22284.
- [54] PRYWES N, PHILLIPS N R, OLTROGGE L M, et al. A map of the Rubisco biochemical landscape[J]. *Nature*, 2025, 638(8051): 823-828.
- [55] LIN M T, STONE W D, CHAUDHARI V, et al. Small subunits can determine enzyme kinetics of tobacco Rubisco expressed in *Escherichia coli*[J]. *Nature Plants*, 2020, 6(10): 1289-1299.
- [56] AIGNER H, WILSON R H, BRACHER A, et al. Plant RuBisCo assembly in *E. coli* with five chloroplast chaperones including BSD2[J]. *Science*, 2017, 358(6368): 1272-1278.
- [57] BUCK S, RHODES T, GIONFRIDDO M, et al. *Escherichia coli* expressing chloroplast chaperones as a proxy to test heterologous Rubisco production in leaves[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(2): 664-676.
- [58] IQBAL W A, LISITSA A, KAPRALOV M V. Predicting plant Rubisco kinetics from RbcL sequence data using machine learning[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(2): 638-650.
- [59] GIONFRIDDO M, RHODES T, WHITNEY S M. Perspectives on improving crop Rubisco by directed evolution[J]. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2024, 155: 37-47.
- [60] ZHU X G, LONG S P, ORT D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 235-261.
- [61] CHAO M N, HU G H, DONG J, et al. Sequence characteristics and expression analysis of the gene encoding sedoheptulose-1,7-bisphosphatase, an important Calvin cycle enzyme in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 6648.
- [62] WANG M L, BI H G, LIU P P, et al. Molecular cloning and expression analysis of the gene encoding sedoheptulose-1,7-bisphosphatase from *Cucumis sativus*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 129(3): 414-420.
- [63] LEFEBVRE S, LAWSON T, ZAKHLENIUK O V, et al. Increased sedoheptulose-1,7-bisphosphatase activity in transgenic tobacco plants stimulates photosynthesis and growth from an early stage in development[J]. *Plant Physiology*, 2005, 138(2): 1174-1174.
- [64] LIU X L, YU H D, GUAN Y, et al. Carbonylation and loss-of-function analyses of SBPase reveal its metabolic interface role in oxidative stress, carbon assimilation, and multiple aspects of growth and development in *Arabidopsis*[J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(5): 1082-1099.
- [65] SCHURMANN P, JACQUOT J P. Plant thioredoxin systems revisited[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2000, 51: 371-400.
- [66] THIEULIN-PARDO G, REMY T, LIGNON S, et al. Phosphoribulokinase from *Chlamydomonas reinhardtii*: a Benson-Calvin cycle enzyme enslaved to its cysteine residues [J]. *Molecular BioSystems*, 2015, 11(4): 1134-1145.
- [67] MARRI L, ZAFFAGNINI M, COLLIN V, et al. Prompt and easy activation by specific thioredoxins of Calvin cycle enzymes of *Arabidopsis thaliana* associated in the GAPDH/CP12/PRK supramolecular complex[J]. *Molecular Plant*, 2009, 2(2): 259-269.
- [68] ZHU X G, DE STURLER E, LONG S P. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an evolutionary algorithm[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(2): 513-526.
- [69] SIMKIN A J, LOPEZ-CALCAGNO P E, DAVEY P A, et al. Simultaneous stimulation of sedoheptulose 1,7-bisphosphatase, fructose 1,6-bisphosphate aldolase and the photorespiratory glycine decarboxylase-H protein increases CO<sub>2</sub> assimilation, vegetative biomass and seed yield in *Arabidopsis*[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(7): 805-816.
- [70] SIMKIN A J, MCAUSLAND L, HEADLAND L R, et al. Multigene manipulation of photosynthetic carbon assimilation increases CO<sub>2</sub> fixation and biomass yield in tobacco[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(13): 4075-4090.
- [71] DING F, WANG M L, ZHANG S X, et al. Changes in SBPase activity influence photosynthetic capacity, growth, and tolerance to chilling stress in transgenic tomato plants[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 32741.

- [72] DRIEVER S M, SIMKIN A J, ALOTAIBI S, et al. Increased SBPase activity improves photosynthesis and grain yield in wheat grown in greenhouse conditions[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2017, 372(1730): 20160384.
- [73] ZHAO H L, TANG Q M, CHANG T G, et al. Why an increase in activity of an enzyme in the Calvin-Benson cycle does not always lead to an increased photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake rate?— a theoretical analysis[J]. *In Silico Plants*, 2021, 3(1): diaa009.
- [74] SAGE R F, CHRISTIN P A, EDWARDS E J. The C<sub>4</sub> plant lineages of planet Earth[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(9): 3155-3169.
- [75] SAGE R F, SAGE T L, KOCACINAR F. Photorespiration and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 19-47.
- [76] YAMORI W, HIKOSAKA K, WAY D A. Temperature response of photosynthesis in C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation[J]. *Photosynthesis Research*, 2014, 119(1): 101-117.
- [77] LONG B M, HEE W Y, SHARWOOD R E, et al. Carboxysome encapsulation of the CO<sub>2</sub>-fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 3570.
- [78] RAE B D, LONG B M, FÖRSTER B, et al. Progress and challenges of engineering a biophysical CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism into higher plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(14): 3717-3737.
- [79] HE S, CRANS V L, JONIKAS M C. The pyrenoid: the eukaryotic CO<sub>2</sub>-concentrating organelle[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(9): 3236-3259.
- [80] LONG B M, RAE B D, ROLLAND V, et al. Cyanobacterial CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism components: function and prospects for plant metabolic engineering[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 31: 1-8.
- [81] HIBBERD J M, QUICK W P. Characteristics of C<sub>4</sub> photosynthesis in stems and petioles of C<sub>3</sub> flowering plants[J]. *Nature*, 2002, 415(6870): 451-454.
- [82] SCHULER M L, MANTEGAZZA O, WEBER A P M. Engineering C<sub>4</sub> photosynthesis into C<sub>3</sub> chassis in the synthetic biology age[J]. *The Plant Journal*, 2016, 87(1): 51-65.
- [83] CHEN T Y, HOJKA M, DAVEY P, et al. Engineering  $\alpha$ -carboxysomes into plant chloroplasts to support autotrophic photosynthesis[J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 2118.
- [84] QIN K Z, YE X Y, LUO S S, et al. Engineering carbon assimilation in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2025, 67(4): 926-948.
- [85] FEI C Y, WILSON A T, MANGAN N M, et al. Modelling the pyrenoid-based CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism provides insights into its operating principles and a roadmap for its engineering into crops[J]. *Nature Plants*, 2022, 8(5): 583-595.
- [86] ATKINSON N, MAO Y W, CHAN K X, et al. Condensation of Rubisco into a proto-pyrenoid in higher plant chloroplasts[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 6303.
- [87] 凌丽俐, 林宏辉, 焦德茂. 转PEPC基因水稻种质的稳定光合生理特性[J]. *作物学报*, 2006, 32(4): 527-531.
- LING L L, LIN H H, JIAO D M. The stable photosynthetic characteristics of a PEPC transgenic rice germplasm[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(4): 527-531.
- [88] ERMAKOVA M, ARRIVAUULT S, GIULIANI R, et al. Installation of C<sub>4</sub> photosynthetic pathway enzymes in rice using a single construct[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(3): 575-588.
- [89] SWIFT J, LUGINBUEHL L H, HUA L, et al. Exaptation of ancestral cell-identity networks enables C<sub>4</sub> photosynthesis[J]. *Nature*, 2024, 636(8041): 143-150.
- [90] SEDELNIKOVA O V, HUGHES T E, LANGDALE J A. Understanding the genetic basis of C<sub>4</sub> Kranz anatomy with a view to engineering C<sub>3</sub> crops[J]. *Annual Review of Genetics*, 2018, 52: 249-270.
- [91] BAUWE H. Photorespiration-Rubisco's repair crew[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2023, 280: 153899.
- [92] SOUTH P F, CAVANAGH A P, LIU H W, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field[J]. *Science*, 2019, 363(6422): eaat9077.
- [93] ROELL M S, SCHADA VON BORZYKOWSKI L, WESTHOFF P, et al. A synthetic C<sub>4</sub> shuttle *via* the  $\beta$ -hydroxyaspartate cycle in C<sub>3</sub> plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(21): e2022307118.
- [94] SHEN B R, WANG L M, LIN X L, et al. Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(2): 199-214.
- [95] WANG L M, SHEN B R, LI B D, et al. A synthetic photorespiratory shortcut enhances photosynthesis to boost biomass and grain yield in rice[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(12): 1802-1815.
- [96] XU H W, WANG H H, ZHANG Y W, et al. A synthetic light-inducible photorespiratory bypass enhances photosynthesis to improve rice growth and grain yield[J]. *Plant Communications*, 2023, 4(6): 100641.
- [97] CHEN G X, LI Y N, JIN K N, et al. Synthetic photorespiratory bypass improves rice productivity by enhancing photosynthesis

- and nitrogen uptake[J]. *The Plant Cell*, 2025, 37(1): koaf015.
- [98] ERB T J. Photosynthesis 2.0: realizing new-to-nature CO<sub>2</sub>-fixation to overcome the limits of natural metabolism[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2024, 16(2): a041669.
- [99] SCHEFFEN M, MARCHAL D G, BENEYTON T, et al. A new-to-nature carboxylation module to improve natural and synthetic CO<sub>2</sub> fixation[J]. *Nature Catalysis*, 2021, 4(2): 105-115.
- [100] CHI W, SUN X W, ZHANG L X. The roles of chloroplast proteases in the biogenesis and maintenance of photosystem II [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2012, 1817(1): 239-246.
- [101] MU X H, CHEN Q W, CHEN F J, et al. Within-leaf nitrogen allocation in adaptation to low nitrogen supply in maize during grain-filling stage[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 699.
- [102] SHARMA A, KUMAR V, SINGH R, et al. Effect of seed pre-soaking with 24-epibrassinolide on growth and photosynthetic parameters of *Brassica juncea* L. in imidacloprid soil[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, 133: 195-201.
- [103] SHARMA A, SHAHZAD B, KUMAR V, et al. Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress[J]. *Biomolecules*, 2019, 9(7): 285.
- [104] KAUR R, YADAV P, SHARMA A, et al. Castasterone and citric acid treatment restores photosynthetic attributes in *Brassica juncea* L. under Cd (II) toxicity[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, 145: 466-475.
- [105] DEMMIG-ADAMS B, STEWART J J, BAKER C R, et al. Optimization of photosynthetic productivity in contrasting environments by regulons controlling plant form and function [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(3): 872.
- [106] KOHLI S K, HANDA N, SHARMA A, et al. Interaction of 24-epibrassinolide and salicylic acid regulates pigment contents, antioxidative defense responses, and gene expression in *Brassica juncea* L. seedlings under Pb stress[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(15): 15159-15173.
- [107] PAUNOV M, KOLEVA L, VASSILEV A, et al. Effects of different metals on photosynthesis: cadmium and zinc affect chlorophyll fluorescence in durum wheat[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(3): 787.
- [108] SOARES C, BRANCO-NEVES S, DE SOUSA A, et al. SiO<sub>2</sub> nanomaterial as a tool to improve *Hordeum vulgare* L. tolerance to nano-NiO stress[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 622-623: 517-525.
- [109] YADAV P, KAUR R, KANWAR M K, et al. Castasterone confers copper stress tolerance by regulating antioxidant enzyme responses, antioxidants, and amino acid balance in *B. juncea* seedlings[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 147: 725-734.
- [110] XIA X J, HUANG Y Y, WANG L, et al. Pesticides-induced depression of photosynthesis was alleviated by 24-epibrassinolide pretreatment in *Cucumis sativus* L[J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2006, 86(1): 42-48.
- [111] KALAJI H M, JAJOO A, OUKARROUM A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(4): 102.
- [112] SHARMA A, THAKUR S, KUMAR V, et al. Pre-sowing seed treatment with 24-epibrassinolide ameliorates pesticide stress in *Brassica juncea* L. through the modulation of stress markers [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1569.
- [113] GURURANI M A, VENKATESH J, TRAN L S P. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(9): 1304-1320.
- [114] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 551-560.
- [115] ZHANG X F, ZHANG X H, GAO B, et al. Effect of cadmium on growth, photosynthesis, mineral nutrition and metal accumulation of an energy crop, king grass (*Pennisetum americanum* × *P. purpureum*) [J]. *Biomass & Bioenergy*, 2014, 67: 179-187.
- [116] KOHLI S K, HANDA N, SHARMA A, et al. Synergistic effect of 24-epibrassinolide and salicylic acid on photosynthetic efficiency and gene expression in *Brassica juncea* L. under Pb stress[J]. *Turkish Journal of Biology*, 2017, 41(6): 943-953.
- [117] MUHAMMAD I, SHALMANI A, ALI M, et al. Mechanisms regulating the dynamics of photosynthesis under abiotic stresses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 11: 615942.
- [118] RUBAN A V. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage[J]. *Plant Physiology*, 2016, 170(4): 1903-1916.
- [119] CAZZANIGA S, DALL'OSTO L, KONG S G, et al. Interaction between avoidance of photon absorption, excess energy dissipation and Zeaxanthin synthesis against photooxidative stress in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2013, 76(4): 568-579.
- [120] ZHU X G, ORT D R, WHITMARSH J, et al. 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]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(400): 1167-1175.

- [121] HUANG W, HU H, ZHANG S B. Photorespiration plays an important role in the regulation of photosynthetic electron flow under fluctuating light in tobacco plants grown under full sunlight[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 621.
- [122] LAUREAU C, DE PAEPE R, LATOUCHE G, et al. Plastid terminal oxidase (*PTOX*) has the potential to act as a safety valve for excess excitation energy in the alpine plant species *Ranunculus glacialis* L. [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(7): 1296-1310.
- [123] DE SOUZA A P, BURGESS S J, DORAN L, et al. Soybean photosynthesis and crop yield are improved by accelerating recovery from photoprotection[J]. *Science*, 2022, 377(6608): 851-854.
- [124] KROMDIJK J, GŁOWACKA K, LEONELLI L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection[J]. *Science*, 2016, 354(6314): 857-861.
- [125] CUI L L, LU Y S, LI Y, et al. Overexpression of glycolate oxidase confers improved photosynthesis under high light and high temperature in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1165.
- [126] SCAFARO A P, ATWELL B J, MUYLAERT S, et al. A thermotolerant variant of Rubisco activase from a wild relative improves growth and seed yield in rice under heat stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1663.
- [127] LEISTER D. How can the light reactions of photosynthesis be improved in plants?[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2012, 3: 199.
- [128] BATISTA-SILVA W, DA FONSECA-PEREIRA P, MARTINS A O, et al. Engineering improved photosynthesis in the era of synthetic biology[J]. *Plant Communications*, 2020, 1(2): 100032.
- [129] KUBIS A, BAR-EVEN A. Synthetic biology approaches for improving photosynthesis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(5): 1425-1433.
- [130] CROCE R, CARMO-SILVA E, CHO Y B, et al. Perspectives on improving photosynthesis to increase crop yield[J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(10): 3944-3973.
- [131] LI B D, HUANG A Y, WANG L M, et al. Increased sugar content impairs pollen fertility and reduces seed-setting in high-photosynthetic-efficiency rice[J]. *The Crop Journal*, 2024, 12(6): 1547-1558.
- [132] ERMAKOVA M, DANILA F R, FURBANK R T, et al. On the road to C<sub>4</sub> rice: advances and perspectives[J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(4): 940-950.



**通讯作者:** 张立新(1970—),男,教授,博士生导师。研究方向为光合作用功能调控机理,包括叶绿体基因表达调控、光合膜复合物组装、叶绿体信号转导、光合作用环境调节等。  
E-mail: zhanglixin@henu.edu.cn



**第一作者:** 孙扬(1993—),男,讲师,硕士生导师。研究方向为逆境下光合作用调控机制以及光合作用合成生物学。  
E-mail: sunyy@henu.edu.cn