

• 应用领域 •

利用合成生物学原理提高光合作用效率的研究进展

张立新¹, 卢从明¹, 彭连伟², 马为民², 钱万强³

1 中国科学院植物研究所 光生物学重点实验室, 北京 100093

2 上海师范大学 生命与环境科学学院, 上海 200234

3 中国农业科学院 深圳农业基因组研究所, 广东 深圳 518120

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. 生物工程学报, 2017, 33(3): 486–493.
Zhang LX, Lu CM, Peng LW, et al. Progress in improving photosynthetic efficiency by synthetic biology. Chin J Biotech, 2017, 33(3): 486–493.

摘要: 我国人口增多与耕地面积减少的矛盾日益突出, 粮食安全已成为我国国民经济可持续发展的重要保障。光合作用是作物产量形成的物质基础, 提高作物光能利用效率是提高作物产量的重要途径之一。本文从光合作用过程中光能高效吸收、传递与转化, 光能高效利用和碳同化等三大模块综述了近期科学家利用合成生物学对光合作用改造的最新进展。最后我们对其在农业中的应用前景进行了展望, 通过合成生物学原理提高光合作用效率可能将为增加粮食产量提供重要理论支撑和关键生物技术。

关键词: 光合作用, 合成生物学, 光能利用效率

Progress in improving photosynthetic efficiency by synthetic biology

Lixin Zhang¹, Congming Lu¹, Lianwei Peng², Weimin Ma², and Wanqiang Qian³

1 Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 College of Life and Environmental Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China

3 Agricultural Genome Research Institute in Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, Guangdong, China

Abstract: The contradiction between the increasing population and the decrease of tillable land areas is becoming more

Received: December 17, 2016; **Accepted:** January 24, 2017

Supported by: National Key Research and Development Program of China (No. 2016YFC1200600), National Basic Research Program of China (973 Program) (No. 2015CB150100), National Natural Science Foundation of China (No. 31570239).

Corresponding author: Wanqiang Qian. Tel: +86-755-23250153; Fax: +86-755-23251430; E-mail: qianwanqiang@caas.cn

国家重点研发计划 (No. 2016YFC1200600), 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) (No. 2015CB150100), 国家自然科学基金 (No. 31570239) 资助。

and more serious in our country. Food security is an important guarantee for sustainable development of our national economy. Photosynthesis is the basis for crop yield. Improving crop photosynthetic efficiency is one of the important approaches to increase crop yield. In this review, we summarized the recent advances in engineering photosynthetic performance by synthetic biology from three key aspects including absorption, transduction and conversion of light energy, light utilization efficiency and carbon assimilation. We also addressed the prospects of its application in increasing photosynthetic efficiency through synthetic biology principles, which may provide important theoretical support and key biotechnology to increase grain production.

Keywords: photosynthesis, synthetic biology, light utilization efficiency

随着全球人口数量的持续增加和耕地面积的不断减少,人类生存所面临的粮食危机越来越严重。据世界粮农组织统计数据库显示,全球人口数量从1961到2012年增加了40亿,预计到2050年还将增加23亿,总人口将达到93亿。除了人口的快速增加,全球气候变化以及工业化导致的土地沙化、盐化等世界范围内的土壤退化问题将使人均可用耕地面积进一步减少。这些都要求人类在不远的将来必须利用更少的土地生产更多的粮食才能维持人类的可持续发展^[1]。

提高植物的光合效率是增加粮食单产的有效手段。通过理论计算,植物将光能转化为生物量的效率仅约1%左右,光合作用效率还有很大的提升空间^[2-4]。光合作用是光合生物利用捕光天线系统捕获太阳能并传递给光系统复合体的反应中心转化为电能,电子在光合膜的各个蛋白复合体和电子传递体上进行传递,将能量储存在ATP和NAD(P)H中。最终,光合生物通过暗反应利用ATP和NAD(P)H把吸收的CO₂固定生成有机物。经过长期的研究发现,科学家认为通过优化以下3个主要光合作用过程可能有效提高光合作用效率:1)优化光能的吸收、传递和转化效率。主要包括优化捕光天线系统;提高电子在光合膜上的传递效率;增强电能转

化为ATP和NAD(P)H的效率。2)光能高效利用。主要包括降低非光化学淬灭等能量损耗;增强光保护、减轻光抑制等带来的光合效率下降。3)提高光合碳同化效率。主要包括提高RuBisCO酶的羧化活性;引进CO₂浓缩机制;减少碳损耗、降低光呼吸。以上3个方面中,光能的吸收、利用和转化是光合作用的起始,是高光合效率的基础,而光能的高效利用不但可以为植物的碳同化提供还原力,还可以进一步促进光能的高效吸收。所以3个主要光合作用过程相互依赖、相互制约与调控,提高植物光合效率必须将三者综合起来。

合成生物学是一门新型的学科,它是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。虽然合成生物学在提高植物光合效率研究中刚刚起步,但也取得了许多令人鼓舞的研究成果。本文主要对近年来合成生物学在以上光合作用3个模块提出的改造设想和初步的研究成果进行综述并分析此领域在农业应用方面的发展趋势。

1 利用合成生物学增强光合作用光能吸收、传递和转化效率

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。光能在捕光色素分子之间以及色素-蛋白复合体之间的能量传递效率在90%以上,光-电转化效率几乎达100%。一般认为植物通过捕光天线吸收的光能超过了自身的利用能力,而吸收的过剩光能则需要以热和叶绿素荧光的形式重新散发出去,否则会造成光合器官的破坏。Ort及其合作者提出,通过降低捕光天线的大小或减少叶绿体中色素的含量可能会增加光合作用的效率^[5-6]。这主要是由于两个方面的原因:1)减少叶片色素含量会使更多的光穿过植物群体的顶层叶片,增加下部叶片的光合作用效率,从而提高生物量;2)色素含量少的光合器官对强光不敏感,可以减少光抑制现象带来的光合效率下降问题。此外,降低色素含量可能也会加强植物对水分和氮素的利用效率^[7]。在蓝细菌和衣藻等光合生物中通过降低色素含量而提高光合生物的生物量已有多篇报道^[8-9]。利用合成生物学设计基因调控路线控制叶绿素在植物不同叶片中的生物合成、降低顶层叶片色素含量、优化捕光天线可能是提高高等植物光合效率的有效手段。另外,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。Blankenship等提出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^[10],特别是植物群体中下部叶片的光能吸收。

在能量传递和转化方面,科学家希望利用合成生物学增强和优化光合电子的传递效率和转化效率。光能吸收传递发生电荷分离以后将在光系统II、光系统I等光合膜复合物以及一系列的电子传递体间进行传递,最终形成还原力。高

等植物的光合电子传递有多种传递方式,如光合链式电子传递、环式电子传递和水-水循环等,它们组成复杂的传递网络,共同维持植物在各种生境条件下高效能量传递和转化。在拟南芥中超强表达质体蓝素或藻类的细胞色素 c_6 等电子传递体可以显著增加植物的生物量^[11]。这说明优化和改造能量在光合膜上的传递方式和速率可以增加光能利用效率。利用合成生物学原理,Ort等设计了一种全新的光合电子传递及转化模式,可能会显著提高光能转化效率^[6]。由于高等植物中两个光系统复合物只能吸收低于700 nm的光,所以他们希望利用紫光合细菌的类型2反应复合物(其含有叶绿素b,可以吸收750-1 050 nm的光)替代高等植物的光系统I,并和细胞色素 b_6f 复合物组建成一个环式电子传递通路。与此同时,引入NDH复合物吸收来自光系统II的电子直接生成NAD(P)H。由于可以额外吸收750-1 050 nm的光,所以理论上这种模式可以提高ATP和NAD(P)H的生成效率^[6]。

2 利用合成生物学实现光能高效利用

通过降低非光化学淬灭(NPQ)等热耗散,可以显著提高光合作用的光能利用效率。植物捕获的光能一部分用于产生化学能,另一部分则需要通过热和叶绿素荧光的形式被耗散掉,其中NPQ是热耗散的主要形式。虽然NPQ对于植物在光保护方面是不可缺少的,但也造成了能量的浪费。据计算,通过NPQ而耗散的能量占植物固碳能量的7.5%-30%^[12]。自然界中植物所接受的光强是在不断变化过程中,当叶片由强光环境被云或其他叶片遮挡而暂时处于弱光环境时,虽然光能捕获量减少,但NPQ则在相对长时间内处于高位状态而造成吸收能量的

重新释放。最近, Kromdijk 等利用遗传学策略在烟草中增强表达 NPQ 诱导的关键组分 (PsbS 和玉米黄素循环系统), 发现烟草在变化光强下生物质的合成量提升了 15% 左右^[13], 这充分说明通过降低 NPQ 而提高光能利用效率在农业方面的巨大潜力。所以, 利用合成生物学为农作物重新设计基因线路和表达调控开关、打造更优化的 NPQ 模块可能是提高农作物光能利用效率和粮食产量的有效途径。

植物在持续强光照射下导致的光抑制也是造成光能利用效率下降的重要因素。光抑制主要表现为强光条件下在光合膜上产生的大量氧自由基对光系统 II 等蛋白复合体的损伤和破坏而导致的光能吸收和转化效率下降。植物为了快速修复被破坏的复合体, 进化了一系列的组装和修复因子^[14-16], 在这些蛋白因子的协助下, 光系统 II 可以快速和不间断地修复。为了防止光系统复合物在强光长时间的照射下造成损伤而抑制光能的吸收和传递, 德国科学家 Leister 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, 或者打造一个没有组装过程的单亚基蛋白体并装配上人工合成的新型色素, 使之具有永久的光能捕获和转化能力^[17]。为了实现这一长远目标, 充分研究光合膜复合体的破坏和修复机制, 打造相关调控蛋白的控制线路是当务之急。另外, 为了快速地清除光合器官中产生的氧自由基, 植物还进化出了多种氧自由基清除系统, 例如过氧化物酶系统、谷胱甘肽还原酶系统等。如何利用合成生物学对这些模块进行改造和整合, 提高植物抵抗氧自由基能力和强光条件下的光能转化效率也是需要研究的重要课题。

3 利用合成生物学提高光合碳同化效率

RuBisCO (1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶) 是光合作用过程中决定碳同化速率的限速酶, 创建高羧化活性的 RuBisCO 酶及表达系统是提高光合碳同化效率的有效途径。提高光合固碳效率的最初策略是通过基因改造希望获得具有高 CO₂ 亲和力或高催化活性的 RuBisCO 酶, 但是这些策略收效甚微, 主要是由于它对底物的特异性和催化活性具有天生的相互制约性^[18]。藻类光合生物的 RuBisCO 一般具有强的 CO₂ 亲和力。根据理论计算, 红藻 *Griffithsia monilis* 中 RuBisCO 酶的 CO₂ 底物特异性与活性的比率是植物的 2 倍, 如果红藻 RuBisCO 酶替代 C3 作物中的酶将提高 25% 的产量^[19]。也有报道通过筛选野生小麦的 RuBisCO 酶发现多种具有高 CO₂ 底物特异性与活性比率的 RuBisCO 酶突变种, 通过理论计算将这些变种酶替代小麦中的 RuBisCO 酶后将导致 20% 固碳效率的增加^[20]。2014 年科学家第一次成功地将蓝细菌的 RuBisCO 酶替代了烟草中的 RuBisCO 酶^[21]。最近, 他们又将蓝细菌 RuBisCO 的基因表达区域进行了改造并转移到野生型烟草中, 这一改造成功地提升了蓝细菌 RuBisCO 酶的表达量^[22]。但是经过改造的烟草只能在高 CO₂ 条件下生长。这可能是由于植物还需要特定 RuBisCO 酶的高效基因表达、蛋白合成和复合物组装系统 (RuBisCO 复合物由 8 个大亚基和 8 个小亚基组成)。在以后的研究中需要对光合固碳效率更高 RuBisCO 酶的整套系统进行详细分析, 最终利用合成生物学策略设计人工基因表达路线和组装调控路线并将它们整体植入到农作物中, 提高光合固碳效率。

除了改善 RuBisCO 酶的催化特性外,提高 RuBisCO 酶周围 CO₂ 的浓度也是一条提高光合固碳效率的潜在途径。提高 RuBisCO 酶周围的 CO₂ 浓度,通过有效地抑制 RuBisCO 的加氧酶活性,进而导致 CO₂ 固定速率加快,提升 CO₂ 固定效率。由于目前超过 80% 的农业用地都是种植没有 CO₂ 浓缩机制的 C3 植物,例如水稻、小麦等,所以各国科学家都希望在 C3 植物中引入二氧化碳浓缩机制 (CO₂-concentrating mechanisms, CCMs),以此提高光合固碳效率。大自然进化出了多种不同的 CCM,例如光合细菌的 CCM 系统,其主要由无机碳吸收系统和羧酶体组成^[23]。无机碳吸收系统包含了 3 个 HCO₃⁻ 吸收系统 (SbtA, BicA 和 BCT1) 和 2 个 CO₂ 吸收系统 (NDH-1MS 和 NDH-1MS')^[24]。羧酶体 (Carboxysome) 是一种呈多角型或六角型的蛋白质区室特有结构,它大小与噬菌体相仿,里面充满了大量的 RuBisCO 和碳酸酐酶 (Carbonic anhydrase)。蓝细菌中的羧酶体允许 HCO₃⁻ 和核酮糖-1,5-二磷酸盐通过膜孔选择性地流入。HCO₃⁻ 被转化为 CO₂ 并储存在羧基体内,使得在 CO₂ 高度富集环境下围绕在 RuBisCO 周围,CO₂ 的固定在专用区室中进行,提高了碳固定效率^[25]。通过数学模拟计算可知,在炎热和干旱条件下,将蓝细菌的 CO₂ 浓缩系统引入植物中可以使作物产量提高 60% 左右,而仅仅将蓝细菌的 HCO₃⁻ 转运蛋白 (SbtA 和 BicA) 分别转入 C3 植物中,也可以使它们的光合效率提高约 28%^[26-28]。另外, RuBisCO 酶周围 CO₂ 的浓度还取决于叶片气孔导度和叶肉细胞的 CO₂ 导度,特别是后者为决定光合效率高低的因素^[29]。利用合成生物学对它们进行系统改造也是当前提高光能利用效率研究的一个重点。

利用合成生物学在植物中引入光呼吸支路是降低碳损耗、降低光呼吸反应的重要策略。植物的 RuBisCO 酶具有“两面性”。它不仅仅能够催化 CO₂ 的固定,同时还具有加氧酶功能,和氧气反应并产生有毒害作用的磷酸乙醇酸,后者需要通过光呼吸代谢,使部分已固定的 CO₂ 又重新释放到空气中,并且消耗一定数量的 ATP 和 NAD(P)H 还产生 NH₃,由此造成的净光合效率损失达 20%–50%^[30-31]。合成生物学对光呼吸改造策略的指导思想是在光呼吸发生的 3 个细胞器中搭建一系列的生物化学反应,造成光呼吸反应“短路”或更加快捷,从而降低了能量消耗。近期报道的主要有 4 条光呼吸支路:叶绿体甘油酸支路^[32];过氧化物酶体甘油酸支路^[33];叶绿体乙醇酸氧化支路^[34]和 3-羟基丙酸支路^[35]。在这 4 条支路中,科学家充分考虑了消耗 ATP 和 NAD(P)H 的量、释放 CO₂ 的部位以及导入植物的酶种类和参与支路的细胞器类型。在这几种改造途径中,有的可以明显提高光合作用效率,例如在叶绿体甘油酸支路中,把大肠杆菌的甘油酸途径导入拟南芥或亚麻荠叶绿体后,改良株系的光合作用增强,生长加快,生物合成量提高^[32,36],而在叶绿体乙醇酸氧化支路中,将拟南芥过氧化物酶体内的乙醇酸氧化酶和过氧化氢酶导入其叶绿体中,改造植株的光合效率确实提高,干重也有所增加^[34]。上述几条光呼吸支路虽然能够在一定程度上降低光呼吸,但是也会对植物产生不良的后果。例如在叶绿体乙醇酸氧化支路中会产生大量的 H₂O₂,后者如果不及时清除会对叶绿体造成氧化损害。另外,由于植物生理过程的复杂性,导入光呼吸支路植株的光合效率增强也有可能是光呼吸支路的间接效应,比如加强了次生代谢或者优化了氮

素代谢等^[37]。所以科学家在进行光呼吸支路的工程改造过程中需要统筹涉及光呼吸代谢网络的调控,在确保光呼吸涉及的3个细胞器不受损伤以及其他代谢网络同样正常的前提下降低光呼吸,提高光合效率^[38]。

4 展望

利用合成生物学对光合作用改造除了可以提高农作物的光合效率外,还可以改造使之生产一些高附加值的化学产品,比如通过对光合细菌蓝藻引入特定的生化反应系统使之吸收大量的CO₂而生产乙醇、醇酸、脂肪、蔗糖和倍半香茅烯等^[39]。这不但可以降低大气中日益升高的CO₂浓度,还可以提供生物能源、减少对粮食的依赖。综上所述,虽然光合作用经过了数十亿年的进化,它还是可以根据人类的意愿去改进,增强光合固碳效率和增加生物量。可以预见,通过合成生物学对光合作用改造将为提高粮食产量和生物能源产生不可估量的推动作用。然而,光合作用是一个异常复杂的生物学过程,它的各个反应都相互调节、相互制约,对它某方面的改造将不可避免地影响其他反应。所以重点对光合作用的调控机理和调控线路等基本科学问题进行详细研究可为合成生物学的基因线路改造、光合功能优化提供理论上的支持。与此同时,还需要利用系统生物学的思想和理论,统筹建立光合作用系统模型,阐明决定光合效率的关键位点和调控网络^[5]。在此基础上,合成生物学可以充分借鉴遗传学、化学等领域的新概念和新技术设计高效光合作用新体系,为解决未来粮食和能源危机而造福人类。

REFERENCES

- [1] Tilman D, Balzer C, Hill J, et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(50): 20260–20264.
- [2] Long SP, Ainsworth EA, Leakey ADB, 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. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2005, 360(1463): 2011–2020.
- [3] Kuang TY. Mechanism and Regulation of Primary Energy Conversion Process in Photosynthesis. Nanjing: Jiangsu Science & Technology Press, 2003 (in Chinese).
匡廷云. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控. 南京: 江苏科学技术出版社, 2003.
- [4] Kuang TY. Photosynthetic Efficiency of Crops and Its Regulations. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2004 (in Chinese).
匡廷云. 作物光能利用效率与调控. 济南: 山东科学技术出版社, 2004.
- [5] Zhu XG, Long AP, Ort DR. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 235–261.
- [6] Ort DR, Merchant SS, Alric J, et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(28): 8529–8536.
- [7] Ort DR, Zhu XG, Melis A. Optimizing antenna size to maximize photosynthetic efficiency. *Plant Physiol*, 2011, 155(1): 79–85.
- [8] Nakajima Y, Itayama T. Analysis of photosynthetic productivity of microalgal mass cultures. *J Appl Phycol*, 2003, 15(6): 497–505.
- [9] Kirst H, Formighieri C, Melis A. Maximizing photosynthetic efficiency and culture productivity in cyanobacteria upon minimizing the phycobilisome light-harvesting antenna size. *Biochim Biophys Acta*, 2014, 1837(10):

- 1653–1664.
- [10] Blankenship RE, Tiede DM, Barber J, et al. Comparing photosynthetic and photovoltaic efficiencies and recognizing the potential for improvement. *Science*, 2011, 332(6031): 805–809.
- [11] 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. *Mol Plant*, 2009, 2(2): 236–248.
- [12] Zhu XG, Ort DR, 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 Exp Bot*, 2004, 55(400): 1167–1175.
- [13] Kromdijk J, Głowacka K, Leonelli L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 2016, 354(6314): 857–861.
- [14] Chi W, Ma JF, Zhang LX. Regulatory factors for the assembly of thylakoid membrane protein complexes. *Phil Trans R Soc Biol*, 2012, 367(1608): 3420–3429.
- [15] Liu J, Yang HX, Lu QT, et al. PsbP-domain protein1, a nuclear-encoded thylakoid luminal protein, is essential for photosystem I assembly in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24(12): 4992–5006.
- [16] Peng LW, Ma JF, Chi W, et al. Low PSII accumulation is involved in efficient assembly of photosystem II in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2006, 18(4): 955–969.
- [17] Leister D. How can the light reactions of photosynthesis be improved in plants?. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 199.
- [18] Savir Y, Noor E, Milo R, et al. Cross-species analysis traces adaptation of Rubisco toward optimality in a low-dimensional landscape. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(8): 3475–3480.
- [19] Zhu XG, Portis Jr AR, Long SP. Would transformation of C₃ crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 2004, 27(2): 155–165.
- [20] Prins A, Orr DJ, Andralojc PJ, et al. Rubisco catalytic properties of wild and domesticated relatives provide scope for improving wheat photosynthesis. *J Exp Bot*, 2016, 67(6): 1827–1838.
- [21] Lin MT, Occhialini A, Andralojc PJ, et al. β -Carboxysomal proteins assemble into highly organized structures in *Nicotiana chloroplasts*. *Plant J*, 2014, 79(1): 1–12.
- [22] Occhialini A, Lin MT, Andralojc PJ, et al. Transgenic tobacco plants with improved cyanobacterial Rubisco expression but no extra assembly factors grow at near wild-type rates if provided with elevated CO₂. *Plant J*, 2016, 85(1): 148–160.
- [23] Long BM, Rae BD, Rolland V, et al. Cyanobacterial CO₂-concentrating mechanism components: function and prospects for plant metabolic engineering. *Curr Opin Plant Biol*, 2016, 31: 1–8.
- [24] Ogawa T, Kaplan A. Inorganic carbon acquisition systems in cyanobacteria. *Photosynth Res*, 2003, 77(2/3): 105–115.
- [25] Yeates TO, Kerfeld CA, Heinhorst S, et al. Protein-based organelles in bacteria: carboxysomes and related microcompartments. *Nat Rev Microbiol*, 2008, 6(9): 681–691.
- [26] Price GD, Pengelly JLL, Forster B, et al. The cyanobacterial CCM as a source of genes for improving photosynthetic CO₂ fixation in crop species. *J Exp Bot*, 2013, 64(3): 753–768.
- [27] Zarzycki J, Axen SD, Kinney JN, et al. Cyanobacterial-based approaches to improving photosynthesis in plants. *J Exp Bot*, 2013, 64(3): 787–798.
- [28] McGrath JM, Long SP. Can the cyanobacterial carbon-concentrating mechanism increase photosynthesis in crop species? A theoretical analysis. *Plant Physiol*, 2014, 164(4): 2247–2261.

- [29] Tholen D, Ethier G, Genty B, et al. Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications. *Plant Cell Environ*, 2012, 35(12): 2087–2103.
- [30] Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, et al. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 1998, 281(5374): 237–240.
- [31] Giordano M, Beardall J, Raven JA. CO₂ concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution. *Annu Rev Plant Biol*, 2005, 56: 99–131.
- [32] Kebeish R, Niessen M, Thiruveedhi K, et al. Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Biotechnol*, 2007, 25(5): 593–599.
- [33] de FC Carvalho J, Madgwick PJ, Powers SJ, et al. An engineered pathway for glyoxylate metabolism in tobacco plants aimed to avoid the release of ammonia in photorespiration. *BMC Biotechnol*, 2011, 11: 111.
- [34] Maier A, Fahnenstich H, Von Caemmerer S, et al. Glycolate oxidation in *A. thaliana* chloroplasts improves biomass production. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 38.
- [35] Shih PM, Zarzycki J, Niyogi KK, et al. Introduction of a synthetic CO₂-fixing photorespiratory bypass into a cyanobacterium. *J Biol Chem*, 2014, 289(14): 9493–9500.
- [36] Dalal J, Lopez H, Vasani NB, et al. A photorespiratory bypass increases plant growth and seed yield in biofuel crop *Camelina sativa*. *Biotechnol Biofuels*, 2015, 8: 175.
- [37] Xin CP, Tholen D, Devloo V, et al. The benefits of photorespiratory bypasses: how can they work?. *Plant Physiol*, 2015, 167(2): 574–585.
- [38] Zhang ZS, Peng XX. Multifunctional roles of photorespiration and its regulation for the balance. *Plant Physiol J*, 2016, 52(11): 1692–1702 (in Chinese). 张智胜, 彭新湘. 光呼吸的功能及其平衡调控. *植物生理学报*, 2016, 52(11): 1692–1702.
- [39] Case AE, Atsumi S. Cyanobacterial chemical production. *J Biotechnol*, 2016, 231: 106–114.

(本文责编 郝丽芳)

钱万强 博士, 副研究员, 中国农业科学院深圳农业基因组研究所所长助理。主要研究方向为植物分子生物学, 在 *Plant Physiol*、*Front Biosci* 等杂志上发表 SCI 论文多篇, 单篇最高引用次数 40 余次, 参与翻译和编著《细胞的分子生物学》等专著多部。主持和参与完成自然科学基金 4 项, 973 计划项目 1 项。现主持国家重点研发计划课题 1 项, 参加 973 计划项目 1 项, 并担任中国科技论坛、中国基础科学等期刊的审稿专家。

