

DOI: 10.13376/j.cbbs/2018126

文章编号: 1004-0374(2018)10-1044-07



朱新广, 博士, 中国科学院植物生理生态研究所研究员, 光合作用与环境生物学开放实验室主任, 植物分子遗传国家重点实验室研究员, 中国科学院分子植物卓越中心研究员。曾任山东师范大学客座教授、杂交水稻国家重点实验室客座研究员(2010—2017年)。2010年获得上海浦江人才奖; 2011年获上海赛诺菲青年科学家奖; 由于发现提高光合效率的新途径, 2013年被国际光合作用协会授予“Melvin Calvin - Andrew Benson Award”。朱新广博士负责比尔及梅琳达·盖茨基金会项目“C₄ Rice”的系统生物学研究, 同时在比尔及梅琳达·盖茨基金会项目“RIPE: Realizing Increased Photosynthetic Efficiency”中负责光合作用系统生物学工作, 在3to4及Grassmargin等国际合作项目及中国科学院“分子模块设计育种创新体系”战略性先导科技专项中负责作物系统模型构建及育种应用研究。曾任*Global Change Biology Bioenergy*编委, 现任*Plant Cell and Environment*、*Frontiers in Plant Physiology*、*Royal Society Open Science*和*Frontiers in Plant Systems Biology*编委; 创立*in silico Plants*杂志, 是F1000Prime的faculty; 目前已发表文章110篇, 被引用7600次以上, hindex 38。

冠层光能利用效率改良的理论、分子途径及展望

宋青峰¹, 曲明南¹, 徐建龙², 朱新广^{1*}

(1 中国科学院分子植物科学卓越创新中心/植物生理生态研究所, 植物分子遗传国家重点实验室, 上海 200032; 2 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 当前作物的冠层光合效率仅仅是理论冠层光能利用效率的30%甚至更低, 提高冠层光能利用效率是未来高光效改良的关键。由于冠层内部光环境和叶片生理状态的巨大差异, 三维冠层光合模型是解析控制冠层光合效率的关键因子的重要理论手段。通过光合系统生物学手段, 目前一系列提高光线、CO₂供给及改良光合器官效率的手段已经得以明确。在不同作物中, 确立改良冠层光合效率的有效途径、建立实现高光效的有效分子模块及其组合方式、建立分子改造的分子工具包及设计工具是当前冠层光合效率研究的核心内容。

关键词: 冠层光合; 光能利用率; 计算模型; 光合效率; 产量

中图分类号: Q945.11

文献标志码: A

The canopy light use efficiency

SONG Qing-Feng¹, QU Ming-Nan¹, XU Jian-Long², ZHU Xin-Guang^{1*}

(1 National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Shanghai Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China;
2 Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

收稿日期: 2018-09-10

基金项目: 国家高技术研究发展计划(“863”计划)(2014AA10A601); 中科院先导专项(XDA08020301); 中国科学院国际合作项目(GJHZ1501); 比尔及梅琳达·盖茨基金会项目(OPP1172157)

*通信作者: E-mail: zhuxg@sippe.ac.cn

Abstract: The canopy light use efficiency (Φ_{can}) is less than 30% of the maximal theoretical efficiency in most of the current crops, and improving canopy photosynthetic efficiency is crucial to gain increased crop light use efficiency for greater yields. Due to the high levels of the heterogeneities in both the canopy light microclimate and also the leaf photosynthetic physiological properties at different layers of a canopy, three dimensional canopy photosynthesis model is a major tool used to analyze limiting factors controlling Φ_{can} . Through photosynthesis systems biology research, a number of options which can enhance the ability of delivering more CO_2 and light to photosynthetic apparatus and increase the capacity of the photosynthetic apparatus have been identified. The urgent research tasks needed now to improve Φ_{can} in different crops include testing the effectiveness of different options to improve Φ_{can} , identify molecular modules and their optimal combinations to improve Φ_{can} , and finally to establish a set of molecular tools to facilitate design and engineering Φ_{can} .

Key words: canopy photosynthesis; radiation use efficiency; computational model; photosynthesis efficiency; yield

随着全球人口的不断增加、气候变化以及耕地面积的不可增加性, 提高单位土地面积粮食产量成为解决粮食问题的重要途径。各类经济模型预测表明, 到 2050 年世界粮食产量需要在当前基础上增加一倍方可保证世界粮食安全^[1]。考虑到从发现一个可提高产量的基因到其在育种中成功应用需要近 20 多年时间, 目前留给植物学家及育种学家的时间已经相当少。怎么有效提高产量潜力是当前研究的关键问题之一。产量潜力是作物采用优化的种植和栽培措施, 在没有任何逆境的条件下能实现的最高产量。理论上讲, 作物产量潜力由以下因素决定^[2]:

$$Y = E \times \varepsilon_i \times \varepsilon_c \times \eta$$

Y 为作物产量潜力, E 为单位土地面积接收的光能, ε_i 为叶冠层对光能的截获效率, ε_c 为光能转化效率, η 为作物的经济系数 (即可收获的经济部分在总生物量中所占的比重)。对特定地点和时间来讲是固定的。对于当前作物, ε_i 已经可以达到 80%~90%, 进一步提高的空间较小。对粮食作物来讲, η 已到 50%~60%, 继续大幅度提高 η 的空间也较小: 这一方面是由于土壤中地下部分的积累和降解对于土壤肥力影响巨大, 另一方面大量收获地下部分也将加大土壤向大气释放 CO_2 , 对环境不利。因此, 提高 ε_c 成为大幅度提高产量的重要可行途径^[3]。

理论研究表明, C_3 植物最大光能转化效率约为 4.6%, 而 C_4 植物可达 6.0%^[4], 这远远大于田间观测到的作物最大光能利用率 (C_3 最大观测值为 2.4% 左右, C_4 最大观测值为 3.7% 左右)^[2-3]。而田间作物平均光能转化效率仅仅在 0.5% 左右。因此, 提高作物光能转化效率是提高产量的一条切实可行的途径^[3,5]。长期的大田 CO_2 倍增实验也都表明, 提高光合作用效率可以实现生物量及产量的提高^[6]。20 世纪 70 年代, 在小麦中研究发现, 产量与小麦

叶片光合效率之间存在负相关^[7], 这主要是因为小麦光合效率的提高是以整个冠层叶面积的降低为代价。彭少兵等研究表明, 国际水稻研究所从 1980 年以后培育的品种, 产量与生物量之间存在明显正相关性; 然而, 在 1980 年前培育的品种, 其产量与其生物量积累之间不存在相关性^[8]。这表明近来培育的水稻品种中, 全生育期的冠层光合效率已经得到一定提高。这些理论及大田实验结果都表明, 未来大幅度提高作物产量的重要可行途径是提高冠层光能利用效率。

本文将集中介绍在“绿色超级稻”项目支持下本团队开展的冠层光合作用的相关研究。首先介绍三维冠层光合作用模型及冠层光合作用测量设施, 进而简要介绍当前提高光能利用效率的主要途径, 之后简要描述在冠层光合模型指导下发现的降低光合天线大小这一全新的提高光能、氮素及水分利用效率的手段, 最后简要展望该领域未来的研究工作。

1 冠层光合作用模型

冠层光合作用受多种环境因素和冠层内叶片生理状态影响。冠层内部光线有极强的时空异质性, 这种异质性不仅体现在光强上, 而且也体现在光谱上。同时, 冠层内不同层的温度、湿度甚至 CO_2 浓度等环境参数也都有极大变异。比如受到太阳高度角的变化、空气流动引起的叶片位置移动的影响, 冠层中叶片上的光线会产生明显的日变化。与此同时, 在叶片内部, 受表皮细胞的聚光效应、叶片中维管束鞘延伸等结构对光的导引作用等物理机制的影响, 叶片内部不同细胞、同一叶肉细胞内的不同叶绿体接受的光强、光质也有巨大时空异质性^[9]。与此同时, 冠层中不同叶片及同一叶片不同细胞之间, 其光合生理特性也存在巨大差异^[10-11]。比如,

冠层上下层叶片的光合蛋白丰度、叶绿素含量等差异巨大。通常，与下层叶片相比，冠层上层叶片叶厚度大，叶绿素 a:b 比值高，Rubisco 含量高^[10,12-13]。值得一提的是，在植物生长过程中，叶片受到的光环境影响随着发育进程逐步改变，植物叶片的光合特征需要适应整个生育期的环境改变动态。在阴生植物中，植物光合代谢会呈现出对光斑 (sunflecks) 的代谢适应特征^[14]。

冠层中光合作用的异质性还体现在环境因子，比如温度、CO₂ 浓度及湿度等的异质性上。以往要计算冠层光合作用速率，通常利用 Sunlit Shaded 模型^[15]。在该模型中，冠层中的叶片被简单分为阳照叶和荫蔽叶。要计算冠层光合作用速率，首先针对两类叶片分别计算其叶面积指数，之后计算其光照强度，进而结合两类叶片光合特征，计算阳照叶及荫蔽叶光合作用速率，最后整合两类叶片光合速率从而计算得到冠层光合作用效率。要利用该模型，需要测量得到冠层叶面积指数、叶片光合生理特征及冠层上方的光强及入射光方向。该冠层光合作模型的优点是简单、易用，而且所需参数容易测量，因此成为光合生理、光合生态研究的重要工具。然而，由于该模型对冠层结构的描述过于简单，难以用于描述冠层内部光环境的时空异质性，因而不能用于模拟具有特定冠层结构的冠层光合作用速率，也不能用于鉴定冠层光合改良靶点。鉴于此，2013 年，宋青峰等发展了新一代冠层光合模型^[16]。在这个模型中，首先利用冠层中单株植物株型特征（比如分蘖数、叶片数、叶位、叶角、叶朝向）及栽培信息（比如种植方向、种植密度等）重建三维冠层；进而利用光线追踪算法，结合冠层上方光强、光谱及入射光方向，计算冠层中每个叶片甚至每个细胞接受的光强；进而结合叶片光合、气孔特征，建立三维冠层光合模型。这为准确计算特定冠层光合作用速率提供了通用物理模型。为验证冠层光合模型的准确性，本团队利用冠层光合-蒸腾测量系统，直接测量了冠层光合作用速率 (Ac_{measured})，结果发现利用冠层光合作用模型计算冠层光合作用速率 (Ac_{calculated}) 与 Ac_{measured} 具有很好的一致性^[17]。

目前，以冠层模型为基础，结合本团队发展的 C₃ 及 C₄ 光合代谢系统生物学模型^[18-19]，本团队开发了一系列作物冠层光合作用模型：水稻冠层光合模型^[16]、玉米冠层光合模型（待发表资料）、大豆冠层光合模型（待发表资料）、甘蔗冠层光合模型^[20]及龙舌兰冠层光合模型（待发表资料）等。这些模

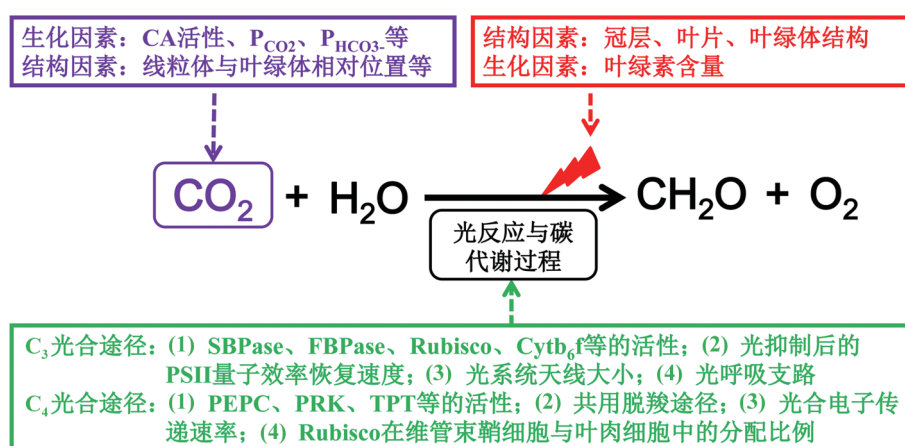
型结合优化算法（如遗传进化算法）为鉴定提高光能利用效率的新途径提供了一条可行途径^[19,21]。同时，这些模型结合单因子替换策略为解析特定作物光能利用效率的限制因子提供了新途径^[20]。王玉等利用甘蔗冠层光合系统模型，系统研究了叶面积指数、种植密度、朝向等参数对冠层光合速率的影响，发现利用宽窄行是甘蔗高效栽培方式^[20]。

要有效利用冠层光合模型，需要对该模型进行有针对性的参数化。三维冠层光合模型的参数化需要以下信息：(1) 叶片光合和生理参数，如 Rubisco 活性、RuBP 再生能力；(2) 水稻单株的株型特征，包括分蘖数、叶片数、叶位、叶角、叶朝向；(3) 水稻栽培信息，包括种植方向、种植密度、行间距、列间距等等。这些信息可以通过手工方式获得，也可以通过表型组学技术高通量采集。手工采集这些数据目前仍然非常耗时耗力；但是随着遥感技术、三维成像技术及参数提取技术的发展，三维冠层光合模型的参数化难关将被克服，该模型将由此展示出巨大的应用价值。

2 冠层光合作用效率的提高手段

自 2000 年以来，国内外相关团队针对诸多提高光能利用效率的途径开展了系统研究，发现了一系列改良光合作用光能利用效率的新途径。这些途径包括加快光反应光抑制过程的恢复速度^[22]、改造 Rubisco 的催化参数^[23]、优化卡尔文循环途径^[21]、建立光呼吸支路^[24-25]、建立 C₄ 光合作用通路^[3]、建立羧体^[26]、改良叶肉导度^[27-29]等（图 1）。在不同作物中利用这些途径提高光能利用效率是当前的研究热点。

本文仅对本团队在过去 5 年发现的有望提高光能利用效率的新途径进行简要介绍。光合作用所需的核心“原料”是光和 CO₂。光能利用效率不仅受光系统相关蛋白及光合碳代谢相关酶的控制，而且也受到光合原材料 CO₂ 及光能供给的影响。CO₂ 的供给受多种因素控制，这些因素包括冠层周围 CO₂ 浓度、冠层结构、叶片结构、气孔导度及细胞内部结构及代谢特征等。由于缺乏合适的研究手段，以往对控制 CO₂ 供给能力的研究大多停留在定性描述上。本团队利用系统生物学手段，建立了叶肉细胞系统生物学模型^[27,29]。该模型不仅包含了细胞内部细胞器数量、位置排列等信息，而且包含了细胞内部的生物物理及生物化学参数，从而为定量研究控制 CO₂ 从外界扩散直至 Rubisco 这一过程的主要结



通过系统生物学研究鉴定出作物光能利用效率改良的主要靶点。光反应及碳代谢限速酶及相关过程、原材料 CO_2 及光能供给关键因素共同决定光合光能利用效率。

图1 改良光合作用光能利用效率的新途径

构及生化因子提供了理论工具^[27,29]。利用该系统模型,本团队发现通过提高叶绿体基质中碳酸酐酶活性及叶绿体被膜对 CO_2 的通透性,可增强对叶绿体的 CO_2 供给能力,进而提高光能利用效率^[27-29]。同时,研究发现叶绿体及线粒体在细胞中的相对位置是控制 CO_2 重吸收的重要结构特征^[29]。这些结构因素在水稻不同品种、同一品种不同发育阶段的叶片中存在巨大变异,为筛选或者改良叶片结构进而提高 CO_2 供给提供了依据^[30-31]。

能够到达光合系统的光能同样也受到包括外界环境光强、光谱、入射光方向、冠层三维空间结构、叶片三维显微结构及叶绿体超微结构等在内的多种因素的影响。迄今为止,本团队已经建立了完整的研究冠层及叶片内部光环境的理论体系,为定量研究叶片及冠层中的光能供给提供了技术保障。具体来讲,在叶片尺度上,利用荧光共聚焦显微镜等技术重建了三维数字叶片;进一步开发了叶片内部光线追踪算法,实现了对光线在三维叶片内部反射、吸收、折射等物理过程的精确模拟,发现叶片内部不同位置的叶绿体接受的光强及光谱存在极大差异,尤其是由于叶片表皮细胞的聚焦效应,处于叶片较上层的叶绿体接收到的光强可以达到叶表面入射光强的10倍以上^[9]。这意味着光抑制现象在叶片中广泛存在,因此增强光抑制后的光合效率恢复速度对于作物光能利用效率的改良具有重大应用价值^[22]。其次,研究发现了一系列影响叶片内部光线分布的结构因子,如高光下叶绿体在叶肉细胞侧壁分布可以有效提高叶片底部叶肉细胞的叶绿体光能供应。此外,维管束鞘延伸结构的存在可减轻叶片

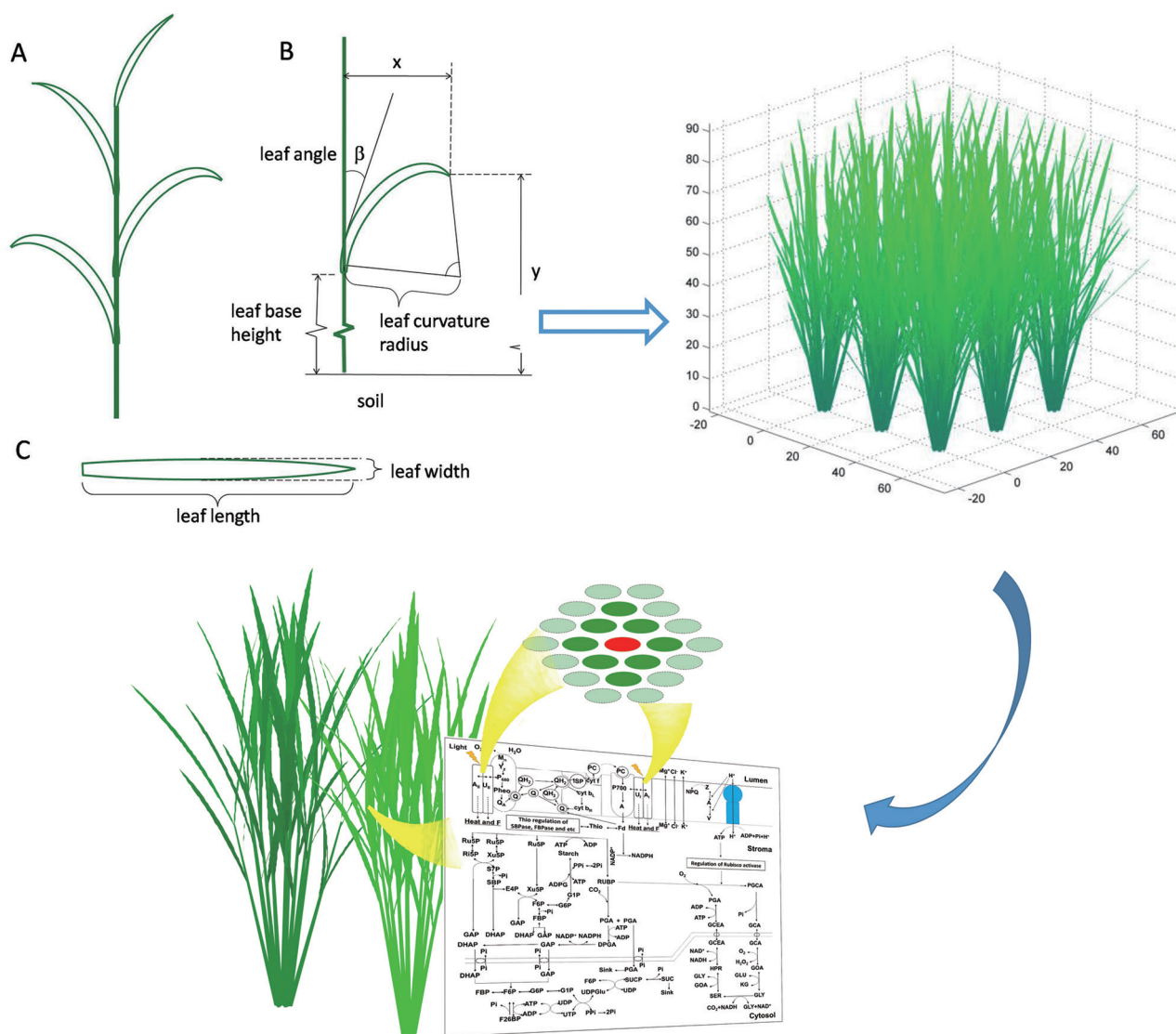
上层叶绿体的光能过剩,提高下层叶绿体光能供给,从而提高整个叶片光能利用效率^[9]。

在冠层尺度,本团队利用三维冠层光合模型发现,适度降低光系统天线大小可降低上层叶片光能过剩,降低热耗散,同时增加冠层下层叶片光能供给,从而提高整个冠层光能利用效率及氮素利用效率^[3,32-33](图2)。因此,降低光系统天线大小,实现叶绿素含量的有效降低,有望成为“绿色超级稻”培育的一条重要可行途径。

利用系统模型,本团队还发现,适度降低冠层叶面积指数同样也可以增加下部叶片光能供应及整体冠层光合效率^[16]。这是由于冠层下层叶片所受光强较低,光合效率较小,然而其呼吸消耗仍持续进行,导致其在较高叶面积指数下的冠层光合效率较低^[16](图3)。除了这些叶片水平的特征外,冠层光合效率也受到冠层株型特征的影响。利用冠层光合-蒸腾测量系统,本团队发现超高产杂交稻品种Y两优900较常规杂交稻品种籼优63有更高的冠层光合速率,其重要原因是其基部节间短、上部节间长,这有利于冠层下层叶片的光能供给^[34]。

3 我国当前光能利用效率整体现状及未来布局建议

经过十几年来光合系统生物学研究,目前本团队已经建立了一个完整的利用模型指导鉴定控制作物光能利用效率的理论框架,并在国际上占据领先地位^[29]。利用该方法,已经鉴定出一系列有望提高作物光能利用效率的新途径^[3,35]。这其中,有些途径在大田中已经得到实验验证,比如:增强



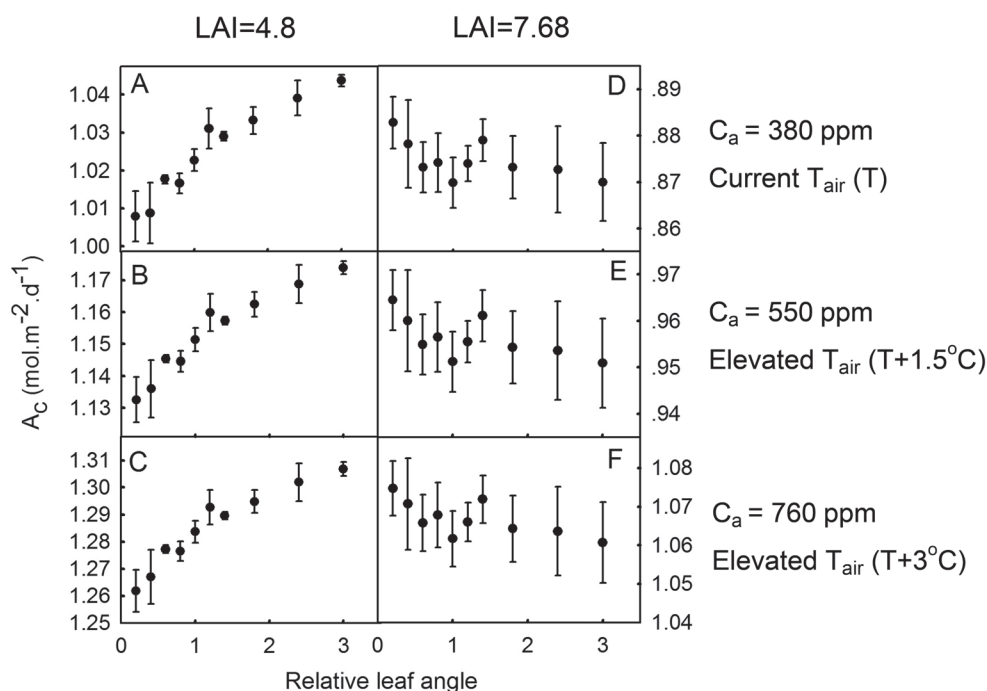
多尺度冠层光合作用模型包括植物三维株型、冠层内部光线分布、每个叶片内部的光合作用代谢过程。利用该模型，宋青峰等研究发现，降低光合作用反应中心(中间红色椭圆形)周边的天线单位数目(即去除灰绿色天线单位，只留下深绿天线单位)，可有效增加光合作用光化学反应，降低热耗散，提高叶片及冠层光能利用效率，进而有利于提高作物生物量及产量潜力^[33]。

图2 多尺度冠层光合作用模型

SBPase 及 FBPase 表达可以有效提高烟草的光合效率及生物量^[36]，加快光恢复速度也极大提高了烟草的生物量^[37]。然而，值得一提的是，图2中展示的绝大多数有望提高冠层光能利用效率的手段尚未在作物改良中得到应用。而且，即便有些手段提高光能利用效率的效果在烟草等模式植物中得到验证，其对于提高重要作物如水稻的光能利用效率的效果，也亟需实验进行大规模、系统验证。从一定程度上讲，当前对光能利用效率的研究已经从过去十几年以理论研究、鉴定靶点为主，逐步进入到对提高光能利用效率的各种手段的转基因验证及作物育种应用阶段。在这一方面，2013年由比尔及

梅琳达·盖茨基金会资助的 RIPE (Realizing Improved Photosynthetic Efficiency) 项目，其宗旨就是利用转基因方法系统测试这些手段对于提高植物光能利用效率的有效性。

在我国，通过科技部高技术研发计划资助的“绿色超级稻”项目的支持，本团队对通过改变天线大小影响冠层光能利用效率这一改造途径进行了系统的实验研究。然而，整体而言，我国在系统检验提高光能利用效率的有效手段方面开展的实验验证研究仍相对较少。这导致尽管我国在光合作用研究领域中的投入较大，然而在未来具有重大知识产权价值的高光效基因发掘的国际竞争中仍处于较被



利用水稻冠层光合模型开展单因子敏感性分析,发现在叶面积指数(LAI,即单位土地面积上的叶片面积)为4.8时,冠层光合速率(A_c)在不同叶角(relative leaf angle)、不同 CO_2 浓度(C_a)及不同温度(T_{air})下都高于叶面积指数为7.68。这表明维持适当、较小的冠层大小有望提高冠层光合速率(修改自[16])。

图3 适度降低冠层叶面积指数可增加整体冠层光合效率

动地位。鉴于光合作用在植物界的保守性,一种有效提高光能利用效率的手段一旦被鉴定出来,其在多个作物中得以推广的潜力巨大。因此,系统分析、鉴定及验证高光效基因及模块,对于我国未来作物高光效育种及改造具有战略性意义。鉴于当前的研究现状,在未来5到10年内,建议集中支持作物冠层光能利用效率以下方面的研究:(1)利用转基因手段,针对不同作物,系统研究各类光能利用效率改良手段对不同作物冠层光能利用效率的影响;(2)建立控制不同作物光能利用效率的元件库,如高光效基因模块、特定表达强度的启动子、控制组织特异性表达的启动子等;(3)利用全基因组关联分析,结合传统分子遗传手段,系统挖掘控制不同作物冠层光能利用效率的分子模块及其耦合方案;(4)建立用户友好、可用于支持不同作物高光效改造、育种及栽培的作物高光效设计系统。

[参 考 文 献]

- [1] Ray DK, Mueller ND, West PC, et al. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS One*, 2013, 8: e66428
- [2] Monteith JL, Moss CJ. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil Trans R Soc Lond B*, 1977, 281: 277-94
- [3] Zhu XG, Long SP, Ort DR. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu Rev Plant Biol*, 2010, 61: 235-61
- [4] Zhu XG, Long SP, Ort DR. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Curr Opin Biotechnol*, 2008, 19: 153-9
- [5] Long SP, Zhu XG, Naidu SL, et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell Environ*, 2006, 29: 315-30
- [6] Long SP, Ainsworth EA, Leakey AD, et al. Food for thought: lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO_2 concentrations. *Science*, 2006, 312: 1918-21
- [7] Evans LT, Dunstone RL. Some physiological aspects of evolution in wheat. *Aust J Biol Sci*, 1970, 23: 725-42
- [8] Peng SB, Laza RC, Visperas RM, et al. Grain yield of rice cultivars and lines developed in the Philippines since 1966. *Crop Sci*, 2000, 40: 307-14
- [9] Xiao Y, Tholen D, Zhu XG. The influence of leaf anatomy on the internal light environment and photosynthetic electron transport rate: exploration with a new leaf ray tracing model. *J Exp Bot*, 2016, 67: 6021-35
- [10] Evans JR, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ*, 2001, 24: 755-67

- [11] Niinemets U. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant Cell Environ*, 2007, 30: 1052-71
- [12] Terashima I, Hikosaka K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 1111-28
- [13] Terashima I, Evans JR. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant Cell Physiol*, 1988, 29: 143-55
- [14] Pearcy RW. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1990, 41: 421-53
- [15] DePury DG, Farquhar GD. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant Cell Environ*, 1997, 20: 537-57
- [16] Song Q, Zhang G, Zhu XG. Optimal crop canopy architecture to maximise canopy photosynthetic CO₂ uptake under elevated CO₂- a theoretical study using a mechanistic model of canopy photosynthesis. *Funct Plant Biol*, 2013, 40: 109-24
- [17] Song Q, Xiao H, Xiao X, et al. A new canopy photosynthesis and transpiration measurement system (CAPTS) for canopy gas exchange research. *Agr Forest Meteorol*, 2016, 217: 101-7
- [18] Zhu XG, Wang Y, Ort DR, et al. e-Photosynthesis: A comprehensive dynamic mechanistic model of C₃ photosynthesis: from light capture to sucrose synthesis. *Plant Cell Environ*, 2013, 36: 1711-27
- [19] Wang Y, Long SP, Zhu XG. Elements required for an efficient NADP-ME type C₄ photosynthesis. *Plant Physiol*, 2014, 164: 2231-46
- [20] Wang Y, Song Q, Jaiswal D, et al. Development of a three-dimensional ray-tracing model of sugarcane canopy photosynthesis and its application in assessing impacts of varied row spacing. *Bioenergy Res*, 2017, 10: 626-34
- [21] Zhu XG, de Sturler E, Long SP. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an evolutionary algorithm. *Plant Physiol*, 2007, 145: 513-26
- [22] 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: 1167-75
- [23] Zhu X, Portis JR, Long SP. Would transformation of C₃ crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy. *Plant Cell Environ*, 2004, 27: 155-65
- [24] Kebeish R, Niessen M, Thiruveedhi K, et al. Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Biotechnol*, 2007, 25: 593-9
- [25] Xin C, Tholen D, Zhu XG. The benefits of photorespiratory bypasses: how can they work? *Plant Physiol*, 2014, 167: 574-85
- [26] McGrath JM, Long SP. Can the cyanobacterial carbon-concentrating mechanism increase photosynthesis in crop species? A theoretical analysis. *Plant Physiol*, 2014, 164: 2247-61
- [27] Tholen D, Zhu XG. The mechanistic basis of internal conductance: a theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO₂ diffusion. *Plant Physiol*, 2011, 156: 90-105
- [28] Tholen D, Ethier G, Genty B, et al. Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications. *Plant Cell Environ*, 2012, 35: 2087-103
- [29] Xiao Y, Chang T, Song Q, et al. ePlant for quantitative and predictive plant science research in the big data era. *Quant Biol*, 2017, 5: 260-71
- [30] Giuliani R, Koteyeva N, Voznesenskaya E, et al. Coordination of leaf photosynthesis, transpiration and structural traits in rice and wild relatives (genus *Oryza*). *Plant Physiol*, 2013, 162: 1632-51
- [31] He W, Adachi S, Sage RF, et al. Leaf photosynthetic rate and mesophyll cell anatomy changes during ontogenesis in backcrossed *indica x japonica* rice inbred lines. *Photosynth Res*, 2017, 134: 27-38
- [32] Ort DR, Zhu X, Melis A. Optimizing antenna size to maximize photosynthetic efficiency. *Plant Physiol*, 2011, 155: 79-8
- [33] Song Q, Wang Y, Qu M, et al. The impact of modifying photosystem antenna size on canopy photosynthetic efficiency - development of a new canopy photosynthesis model scaling from metabolism to canopy level processes. *Plant Cell Environ*, 2017, 40: 2946-57
- [34] Chang S, Chang T, Song Q, et al. Photosynthetic and agronomic traits of an elite hybrid rice Y-Liang-You 900 with a record-high yield. *Field Crop Res*, 2016, 187: 49-57
- [35] Long SP, Marshall-Colon A, Zhu XG. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell*, 2015, 161: 56-66
- [36] Simkin AJ, McAusland L, Headland LR, et al. Multigene manipulation of photosynthetic carbon assimilation increases CO₂ fixation and biomass yield in tobacco. *J Exp Bot*, 2015, 66: 4075-90
- [37] Kromdijk J, Glowacka K, Leonelli L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 2016, 354: 857-61