

用便携式光谱仪同步测定和计算光强和光质的新方法

樊大勇 付增娟 徐文婷 谢宗强*

中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要 外界光强和光质对植物的影响在植物生理生态研究领域中一直受到高度关注。而测定光强的光量子计不能测定光质; 测定光质的光谱仪不能直接测定光强, 两者均不能同步测定光强和光质。该文作者建立了一个基于光谱仪测定条件的能量与光量子的经验转换公式, 用4只不同波长的窄带发光二极管(LED)光源结合光量子计(LI-190SB)对便携式光谱仪(AvaSpec-ULS2048×64)所获得的光谱进行了快速标定, 实现了用便携式光谱仪同步直接测定光量子通量密度和光质的目的。在自然光照条件下, 采用转换公式计算出光量子通量密度(*PPFD*)与实测的*PPFD*之间误差在-2%~5%范围内, 证实了这种方法的可靠性。通过这个新方法, 可以极大地拓宽便携式光谱仪的适用范围: 1)实验室或野外只需用便携式光谱仪即可对光源及植物生长的光强和光质环境进行同步精确测定和计算; 2)可以计算光谱仪测定范围内任意波长区段的光量子通量密度; 3)无需采用标准光源即可获得绝对辐射(光)通量值。因此, 这项技术在植物生理生态研究领域具有广阔的应用前景。

关键词 光谱仪, 光量子通量密度, 能量与光量子的经验转换公式, LED光源

引用格式: 樊大勇, 付增娟, 徐文婷, 谢宗强 (2015). 用便携式光谱仪同步测定和计算光强和光质的新方法. 植物生态学报, 39, 917–923. doi: 10.17521/cjpe.2015.0088

A new method to measure and calculate light intensity and light quality simultaneously by using portable spectrometer

FAN Da-Yong, FU Zeng-Juan, XU Wen-Ting, and XIE Zong-Qiang*

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

The influence of light intensity and light quality on plants is highly concerned in the field of plant physiology and ecology. However, the calibrated quantum meter for measurement of light intensity cannot measure light quality, and vice versa. Here we developed an empirical formula to convert light energy to photon flux density, based on the measurement conditions of spectrometer. Under the guide of the formula, a portable spectrometer (AvaSpec-ULS2048×64) was calibrated by using four narrowband light emitting diode (LEDs) in combination with a calibrated quantum meter (LI-190SB). After calibration of the spectrometer, we can calculate photosynthetic photon flux density (*PPFD* or *PAR*) and measure spectrum of radiation flux simultaneously. Under natural light conditions, the errors between measured and calculated *PPFDs* are in the range from -2% to 5%, indicating the reliability of the method. With this new approach, the application of portable spectrometer can be greatly broadened: 1) the light intensity and quality of light source and plant growth light environment can be obtained simultaneously, 2) *PPFD* can be obtained within any specified wavelength range, and 3) there is no need to use standard light source to obtain the absolute light/radiation flux of a spectrum measured by spectrometer. In conclusion, this method has potential applications for the study of plant physiology and ecology.

Key words spectrometer, photosynthetic photon flux density, empirical formula to convert light energy to photon flux density, LED light

Citation: Fan DY, Fu ZJ, Xu WT, Xie ZQ (2015). A new method to measure and calculate light intensity and light quality simultaneously by using portable spectrometer. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 917–923. doi: 10.17521/cjpe.2015.0088

收稿日期Received: 2015-04-28 接受日期Accepted: 2015-08-13

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

外界光强和光质对植物的影响在植物生理生态研究领域中一直受到高度关注(Lambers *et al.*, 2008)。从分子到个体的不同水平,植物对变化的光强和光质环境进行响应和适应,这些过程正是绿色器官光合作用、个体生长、物种更新共存以及植物群落演替的重要的内在驱动力。有关光强和光质对光合作用和植物生长的影响研究非常多。以光强为例,强光会导致植物光合机构出现光抑制现象,进而抑制了植物的碳积累和个体生长(Yamamoto *et al.*, 2014);弱光会导致植物叶片出现黄化现象,植物个体出现碳饥饿现象并逐渐衰亡(张旺锋等,2005)。以光质为例,郁闭林下的植物处于绿光和远红光占主要成分的光环境下,导致其对绿光的光合利用效率高于林冠植物(Terashima *et al.*, 2009);由于光敏素对远红光的敏感性使得林下植物的茎伸长生长要高于林冠植物(Quail, 2002)。光强和光质对光合作用有显著的交互作用,比如光强相同的蓝光、绿光和红光环境下,光系统II (PSII)的光失活敏感性在蓝光下最高,其原因可能与PSII氧化侧放氧蛋白复合体的Mn簇更偏向吸收蓝光相关(Hakala *et al.*, 2005)。显然,在植物生理生态研究领域,对光强和光质环境进行精确测量是一项重要的工作。

光量子通量密度(*PPFD*或*PAR*)作为常用的光强量化指标,是指单位时间、单位面积上入射的光量子数,其单位为 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (或 $\mu\text{mol Einstein}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。在400–700 nm波长范围内的光量子可被叶绿素分子吸收转化为电化学能,并用于其后的碳同化过程。尽管不同波长的光量子能量不同,但是对于光合作用而言,不同波长的光量子作用效果相同:一个蓝光光量子或红光光量子被叶绿素分子吸收后,将叶绿素分子的低能级电子激发到同一激发态,激发态的电子随后进行电子传递和光化学能量转化,两者多余的能量则转化为热能而不能再被利用。因此光合作用研究中最关心的是*PPFD*,而不是单位面积的辐射(光)通量($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$, 或 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{nm}^{-1}$, 能量单位)。叶绿体内的类胡萝卜素等其他色素也在400–700 nm波长范围吸收光量子,具有辅助捕光和进行热耗散过程的作用,这种吸收也与光量子数而不是与辐射(光)通量相关。此外,研究表明在400 nm以下的蓝紫光和700 nm以上的远红光对光合作用也有重要影响,如Hakala等(2005)研究表明200–400 nm的蓝紫光下PSII光失活敏感性最高,是PSII光抑

制的主要原因。目前,光强的测定采用标定的光量子计(*PPFD*探头或称*PAR*探头,如LI-190SB系列),但*PPFD*探头仅能测定400–700 nm光强,不能测定光谱成分,也不能测定400 nm下的蓝紫光和700 nm以上的远红光。

光质的量化指标通常采用特定波长下的单位面积辐射(光)通量,一般用光谱仪测定光质。光谱仪可以测定光谱成分,其可探测的波长范围很宽,比如一种光纤光谱仪(AvaSpec-ULS2048×64)可探测的波长范围为300–1 100 nm。未经标定的光谱仪测得的数据通常是每个波长下的Counts或DN值,其含义是单位面积CCD所接受的相对辐射(光)通量值(单位面积的能量),是没有单位的相对能量值。光谱仪不能直接测定光强即光量子通量密度,且未经标定的Counts或DN值仅反映相对能量值,其值大小与积分时间、探测器的量子效率、探测器暗电流等有密切关系。

*PPFD*探头不能测定光谱成分,并且其对400 nm下的蓝紫光和700 nm以上的远红光没有测定能力,而光谱仪却不能直接测定光强,且未经标定的光谱仪测定数据是相对能量值,二者均不能同步测定光强和光质。在本文中,我们发展了基于光谱仪测定条件的能量与光量子的经验转换公式,采用4只窄带发光二极管(LED)结合光量子计对便携式光谱仪进行了快速标定,标定后的光谱仪可以同步测定和计算光源及植物生长的光强和光质环境,因此这项新技术在植物生理生态研究领域具有潜在而广阔的应用前景。

1 方法技术体系的建立

1.1 光谱仪的结构和应用

光谱仪主要用于光谱测量和分析,在多种研究领域广泛应用,如农业、天文、工业、生物、化学、生态环境等。光谱仪的部件一般包括入射狭缝、准直镜、色散元件(光栅或棱镜)、聚焦光学系统和探测器。按仪器的结构功能特点分类,光谱仪可分为单色仪、发射光谱仪、吸收光谱仪、荧光光谱仪、调制光谱仪和其他光谱仪(拉曼、光声等)。生态学研究领域常用的光谱仪主要是单色仪和其他光谱仪中的成像光谱仪、多光谱扫描仪等,这些光谱仪通常为便携式,便于野外科学考察。

目前的便携式光谱仪所用的探测器主要是电荷

耦合元件(CCD)阵列、光电二极管(PD)阵列等。CCD 和 PD 本质上均是 PN 节半导体, 两者均可以将入射光信号按能量比例转换为电信号。通常未经标定的便携式光谱仪可以测定待测物体的反射率、透射率、相对辐射通量值、光谱成分等。

1.2 用便携式光谱仪测定光量子通量密度的理论基础

光谱仪的输出为 *Counts* (或称 *DN* 值), 对于可见光而言, 不同波长的光量子能量不同, 以公式(1)表征:

$$E = hc / \lambda \quad (1)$$

式中 *E* 为光能, 单位为 J; *h* 为普朗克常数, 其值为 6.63×10^{-34} Js; *c* 为光速, 其值为 3.0×10^8 m·s⁻¹; *λ* 为波长, 单位为 m (光合作用研究通常用 nm)。

因此, 某一特定波长 *λ* 的辐射(光)通量(光能量值, *Counts*_λ)与单位面积单位时间的光量子数(光量子通量密度, *PPFD*_λ)之间应该存在以下函数关系式:

$$Counts_{\lambda} = PPFD_{\lambda} hc / \lambda \quad (2)$$

但 CCD 有个能量阈值, 也就是 CCD 的暗电流, 是仪器常数与波长无关, 设定为 *C*。

因此, 公式(2)可变为:

$$Counts_{\lambda} = PPFD_{\lambda} (hc / \lambda + C) \quad (3)$$

由于光谱仪具有积分效应, 也就是在某一特定积分时间内(AvaSpec-ULS2048×64的积分时间从1.8 ms 到 60 s), 对所吸收光能进行累计。此外, CCD 本身具有特定的量子效率(*Q_E*)。因此不能直接用理论给定的 *hc* 乘积, 这种情况下可用常数 *k* 除以某一波长下的量子效率 *Q_E(λ)* 表征。由于本实验所用仪器的石英光纤的透射率及光栅效能能在很宽的波长范围内基本不变, 因此公式中未考虑透射率和光栅效能因子。

根据以上分析, 某个波长下的 *PPFD*_λ 与 *Counts*_λ 之间的函数关系为:

$$Counts_{\lambda} / PPFD_{\lambda} = k / \lambda Q_E(\lambda) + C \quad (4)$$

可见, 在某个波长 *λ* 下, 光谱仪所测定的 *Counts*_λ 与光量子探头所测定的 *PPFD*_λ 之商为依赖于 *λ* 的常数。如测定不同 *λ* 光的 *Counts*_λ/*PPFD*_λ, 在已知 *Q_E(λ)* 条件下则可以获得 *k* 和 *C* 的数值。

获得 *k* 和 *C* 的数值后, 即可用光谱仪测定具有复杂光谱成分的光的光量子通量密度。也就是在波长 400–700 nm 范围内对 *PPFD*_λ 进行积分, 因此:

$$PPFD_c = \int_{400}^{700} \frac{Counts_{\lambda} \lambda Q_E(\lambda)}{k + C \lambda Q_E(\lambda)} d\lambda \quad (5)$$

式中 *PPFD*_c 是计算获得的 400–700 nm 范围内光量子通量密度。当然, 也可以利用公式(5)计算任意波长范围内的光(如 400 nm 下的蓝紫光和 700 nm 以上的远红光)的 *PPFD* 值, 只需将波长积分区间改为所需计算的波长区间即可。

2 技术改进的具体途径

2.1 光谱仪和光量子计的选择

采用荷兰 Avantes 公司生产的光纤光谱仪(AvaSpec-ULS2048×64)和美国 LI-COR 公司生产的光量子计(LI-190SB)分别测定入射光的光谱成分和光量子通量密度。AvaSpec-ULS2048×64 光谱仪的参数设定为积分时间 4 ms, 平均次数为 2 次。

2.2 LED光源和检测器量子效率(*Q_E(λ)*)

仪器厂家通常采用标准光源(一般是卤素灯或氘灯)对光谱仪进行标定, 但这种标定过程的程序复杂, 且对标准光源及测定环境要求严格。而目前 LED 技术非常成熟, LED 光源具有单色性好、发热量低、光强稳定的特点; 并且为获得 *k* 和 *C* 的数值, 也需要至少 4 只单一波长的光源。因此, 本研究采用半峰宽很窄的蓝光、绿光、黄光和红光 LED 灯为标定光源。图 1A 是进行标定的 4 种 LED 灯的光谱成分(光量子通量密度在 230–270 μmol·m⁻²·s⁻¹), 蓝光、绿光、黄光和红光 LED 光源的峰值波长为 464、524、573 和 677 nm, 半峰宽分别为 20、24、14 和 6 nm。由于所选择的 4 只 LED 光源半峰宽均很窄, 非常适合进行标定实验。图 1B 是检测器的量子效率曲线, 在 200–800 nm 波长范围内量子效率在 0.5 到 0.8 范围内波动, 超过 800 nm 检测器的量子效率急剧下降。

采用 5 V 实验室用稳压电源, 以调节电阻值方式调节 LED 光强, 产生一系列光量子通量密度梯度。将光量子计探头紧贴 LED 光源测定其光量子通量密度, 随后再将光谱仪探头紧贴 LED 光源的相同位置测定其光谱成分。

2.3 单一波长不同光量子密度梯度下的 *PPFD*_λ 与 *Counts*_λ 之间的关系

在单一波长 LED 光源下设定一系列光量子通量密度梯度, 可以获得 *PPFD*_λ 与 *Counts*_λ 之间的关系(图 2)。由于 *PPFD*_λ 是光量子计(LI-190SB)对波长范

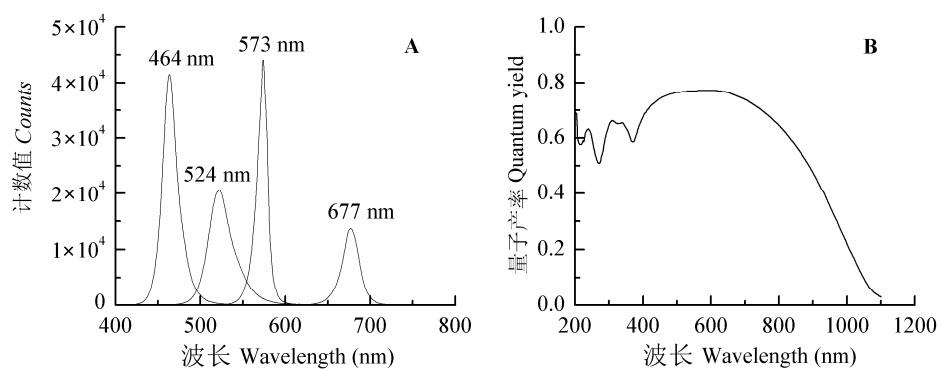


图1 4种LED灯的光谱成分及检测器的量子效率。量子效率数据来源: AvaSpec-ULS2048×16/64光谱仪说明书。

Fig. 1 Spectrums of four experimental LED lamps and quantum yield of detector. The data source of quantum yield of detector: the instruction manual of AvaSpec-ULS2048×16/64 spectrometer.

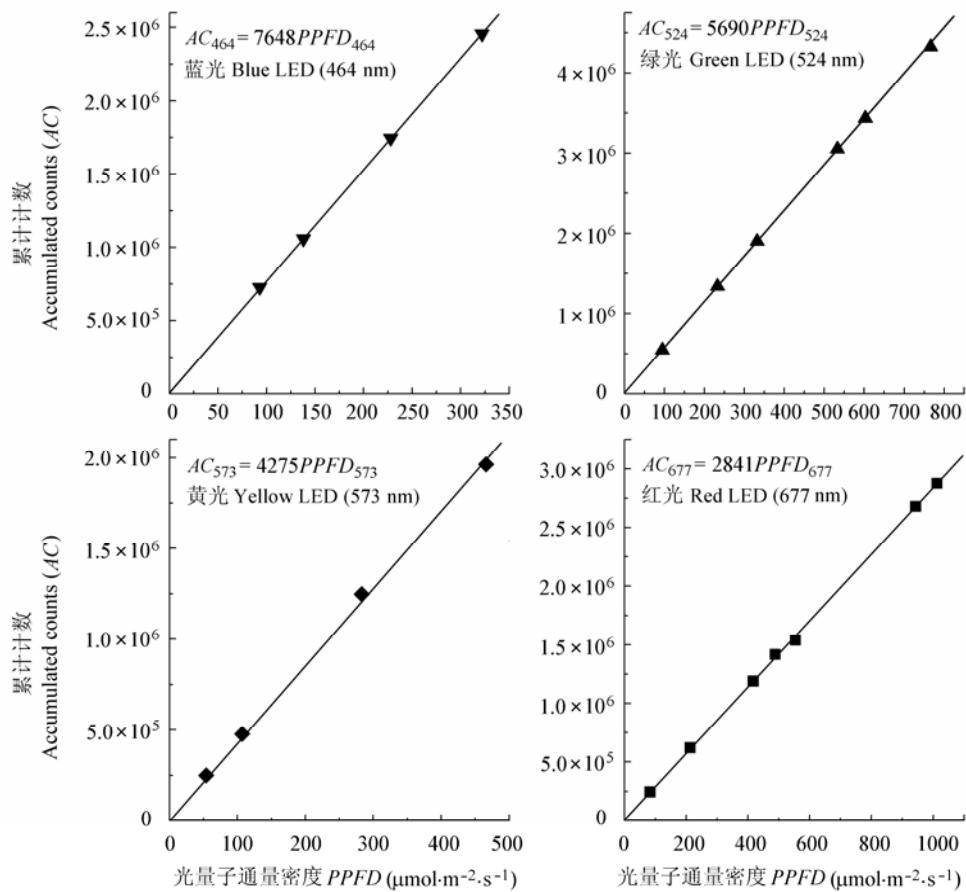


图2 波长 λ 的光量子通量密度($PPFD_{\lambda}$)与 λ 波长的LED在400–700 nm范围内的计数值总和(AC_{λ})之间的关系。

Fig. 2 Relationships between photosynthetic photon flux density ($PPFD_{\lambda}$) and the accumulated counts in the range of 400–700 nm (AC_{λ}) of wavelength λ .

围400–700 nm的光量子通量密度的测定结果,因此我们对该波长范围内的Counts进行了积分(λ 波长的LED在400–700 nm范围内的计数值总和, AC_{λ})。由于这4只LED的半峰宽均很窄,可认为 AC_{λ} 等同于

$Counts_{\lambda}$ 。从图2可以看出,在单一波长LED光源下 $Counts_{\lambda}$ 与 $PPFD_{\lambda}$ 具有很好的比例关系, $Counts_{\lambda}$ 与 $PPFD_{\lambda}$ 之商分别为7 648 (464 nm蓝光)、5 690 (524 nm绿光)、4 275 (黄光, 573 nm)和2 841(红光, 677

nm)。这充分验证了公式(4)的推导, 同时也说明光谱仪得到的数值Counts其本质是相对辐射(光)通量值, 如果Counts是光量子通量密度值的话, $Counts_{\lambda}$ 与 $PPFD_{\lambda}$ 之商不会随波长的变化而发生变化。

2.4 k和C参数值的获得

图3是根据公式(4)获得的不同波长的 $Counts_{\lambda}$ / $PPFD_{\lambda}$ 与 $1/\lambda Q_E(\lambda)$ 之间的线性关系图(相关系数达到0.999), 并由此计算得到该光谱仪的k值为5 322 042.5, C值为-7 677.2 ($PPFD_{\lambda}$ 以 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 为单位, λ 以nm为单位)。获得k和C值后就可以根据公式(5)用该光谱仪测定和计算任意光源和光环境的光量子通量密度。需要注意的是, 不同光谱仪CCD检测器的量子效率和暗电流不一样, 因此每台光谱仪都需要按2.3节, 在厂家提供量子效率数据的条件下, 用窄带LED进行标定后才能获得其可靠的k和C参数值。

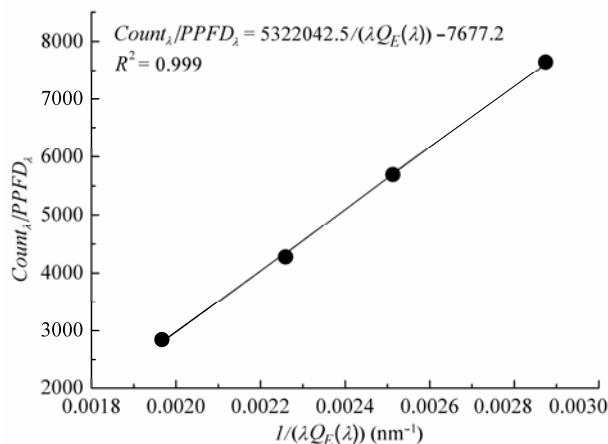


图3 $Counts_{\lambda}/PPFD_{\lambda}$ 与 $1/\lambda Q_E(\lambda)$ 之间的关系。 $Counts_{\lambda}/PPFD_{\lambda}$, λ 波长下的计数值/该波长下的光量子通量密度; $Q_E(\lambda)$, λ 波长下的CCD量子效率。

Fig. 3 The Relationship between $Counts_{\lambda}/PPFD_{\lambda}$ and $1/\lambda Q_E(\lambda)$. $Counts_{\lambda}/PPFD_{\lambda}$, counts of wavelength λ / photosynthetic photon flux density of wavelength λ ; $Q_E(\lambda)$, quantum efficiency of CCD of wavelength λ .

3 可靠性检验

采用具有复杂光谱成分的自然光进行检验。晴天11:00左右, 在户外测定自然光, 通过外罩多层纱布的方式衰减入射光强, 产生一系列光量子通量梯度。用光谱仪测定自然光的光谱成分, 根据k和C值计算 $PPFD$, 同时用标准光量子计测定实际 $PPFD$, 检验计算 $PPFD$ 的准确性。

图4A是用光谱仪测定自然光的光谱图, 图4B是根据k和C值计算得出的 $PPFD$ 与用标准光量子计测定的 $PPFD$ 之间的关系图。图4B表明, 测量值与计算值有很好的1:1关系, 其相关系数接近于1, 且计算值在测定值的-2%到+5%误差范围内, 充分说明了k和C参数值的可靠性。

4 积分时间与Counts的关系

调节积分时间事实上是调节光谱仪的灵敏度, 弱光下将积分时间延长可使CCD曝光时间延长, 使得CCD获得更多的光能(Counts); 强光下将积分时间缩短可使CCD曝光时间缩短, 避免CCD出现饱和现象。因此, 在野外或实验室内需要根据光源或光环境的光强灵活调整积分时间以获得可靠的光谱。如果积分时间与Counts之间是正比例关系, 而CCD暗电流不会随积分时间发生变化, 则积分时间的调整不会影响到k和C值, 仅需对任意积分时间实测的某一波长下的Counts按比例推算到积分时间为4 ms的Counts, 然后再用k和C值进行相应计算。

我们对光量子通量密度为15 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的蓝光LED (峰值波长为453 nm)光源进行了不同积分时间的光谱测定, 如图5A, 然后对400–700 nm可见光范围内的相对光能量值(Counts)进行了积分求和, 研究了积分时间与累计值之间的关系(图5B)。从图5B可以看出, 积分时间与累计值呈截距为0的严格正相关, 说明暗电流与积分时间无关, 并且积分时间与Counts之间是比例关系。我们对400–700 nm的每个测定波长下的Counts按比例推算到积分时间为4 ms的Counts, 并用k和C值进行相应计算, 得到不同积分时间下的 $PPFD$ 如表1。可见不同积分时间计算得到的 $PPFD$ 与实测 $PPFD$ 之间基本没有差异。

表1 不同积分时间计算得到的光量子通量密度($PPFD$)

Table 1 Calculated photosynthetoc photon flux density ($PPFD$) with different integral times

积分时间 Integral time (ms)	计算 $PPFD$ Calculated $PPFD$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	积分时间 Integral time (ms)	计算 $PPFD$ Calculated $PPFD$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
4	14.93	20	15.11
6	15.42	30	15.16
8	14.91	40	15.17
10	15.13	50	15.19
15	15.09	60	14.98

实测 $PPFD$ 值为15 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

The measured $PPFD$ is 15 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

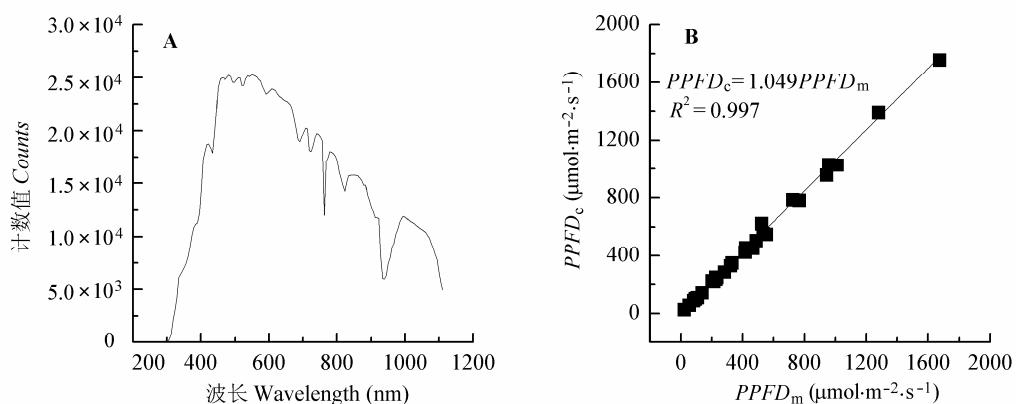


图4 自然光的光谱及计算PPF($PPFD_c$)与测定PPF($PPFD_m$)之间的关系。PPF, 光量子通量密度。

Fig. 4 Spectrum of natural light and the relationship between calculated PPF ($PPFD_c$) and measured PPF ($PPFD_m$). PPF, photosynthetic photon flux density.

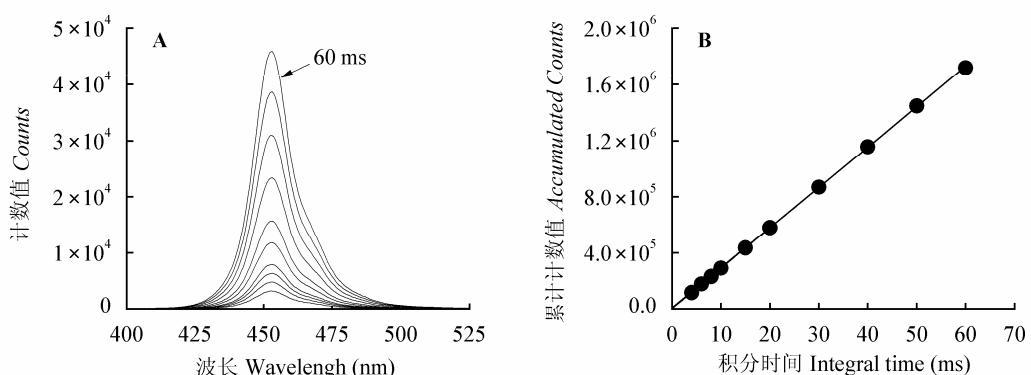


图5 不同积分时间测定条件下的蓝光LED(波峰为453 nm)光谱(A)及积分时间与累计辐射(光)通量值(B)之间的关系。图5A中蓝光LED光谱的积分时间从上到下分别为60、50、40、30、20、15、10、8、6和4 ms。

Fig. 5 Spectrums of a blue light LED (wave peak = 453 nm) measured with different integral times (A) and the relationship between accumulated counts and integral time (B). The integration time of blue LED spectra in figure 5A from top to bottom, are 60, 50, 40, 30, 20, 15, 10, 8, 6 and 4 ms, respectively.

5 用 k 与 C 参数值计算Counts的辐射(光)通量值

特定波长的一个光子的能量可按公式(1)获得,因此,单位面积单位时间入射的1 mol光量子的总能量则为 $E = NAhc/\lambda$,其中NA为阿伏加德常数,其数值为 6.02×10^{23} 。对于PPF为 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、波长为600 nm的红光,其总能量为 $199.6 \text{ J}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$)。按照 k 与 C 参数计算出相同光照条件下的Counts值为3 842 372,因此600 nm光下单个Counts的辐射(光)通量值应该为 $199.6/3842372 \approx 5.2 \times 10^{-5} \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$,据此,无需用标准光源即可将光谱的相对辐射(光)通量单位转化为绝对辐射(光)通量单位。

6 结论

采用4只窄带LED光源对光纤光谱仪进行快速标定,在光谱仪积分时间为4 ms的情况下,通过公式(4)可获得计算光量子通量密度的参数 k 与 C 值,然后通过公式(5)可以计算出任意光谱成分的光源和光环境的光量子通量密度。采用自然光进行校验的结果发现,计算得到的PPF与采用标准光量子计实测的PPF值基本一致,误差在实测PPF的-2%~5%范围内,证明了此方法的可靠性。积分时间的调整不影响 k 与 C 值,只需对任意积分时间实测的某一波长下的Counts按比例推算到积分时间为4 ms的Counts,然后再用 k 和 C 值进行相应计算即可。通过这个新方法,可以极大地拓宽便携式光谱仪的适

用范围: 1)实验室或野外只需用便携式光谱仪即可对实验光源及植物生长的光强和光质环境进行同步精确测定和计算; 2)不仅可以测定计算400–700 nm光合有效辐射的光量子通量密度, 还可以测定计算400 nm下的蓝紫光和700 nm以上的远红光的光量子通量密度; 3)无需采用标准光源即可获得单位Counts的绝对辐射(光)通量值。我们认为, 这项技术在植物生理生态研究领域具有潜在而广阔的应用前景。

基金项目 国家自然科学基金面上项目(31370424)和中国科学院知识创新工程项目(KZCX-2XB3-09)。

参考文献

- Hakala M, Touminen I, Keränen M, Tyystjärvi T, Tyystjärvi E (2005). Evidence for the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1706, 68–80.
- Lambers H, Chapin FS III, Pons TL (2008). *Plant Physiology* cal Ecology. Springer, New York.
- Quail PH (2002). Phytochrome photosensory signalling networks. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 3, 85–93.
- Terashima I, Fujita T, Inoue T, Chow WS, Oguchi R (2009). Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant and Cell Physiology*, 50, 684–697.
- Yamamoto Y, Shen JR, Takahashi Y (2014). Editorial: Unraveling the molecular dynamics of thylakoids under light stress. *Plant and Cell Physiology*, 55, 1203–1205.
- Zhang WF, Fan DY, Xie ZQ, Jiang XH (2005). The seasonal photosynthetic responses of seedlings of the endangered plant *Cathaya argyrophylla* to different growth light environments. *Biodiversity Science*, 13, 387–397. (in Chinese with English abstract) [张旺锋, 樊大勇, 谢宗强, 蒋晓晖 (2005). 濒危植物银杉幼树对生长光强的季节性光合响应. 生物多样性, 13, 387–397.]

责任编辑: 何维明 责任编辑: 李 敏